33

LE BOTANISTE

Fondé par P.-A. DANGEARD
Directeur : Pierre DANGEARD
PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

SÉRIE XXXIII

FASCICULES I-VI

1947

SOMMAIRE

Direction : 20, cours Pasteur, Bordeaux
Chèque postal : 113.842 Bordeaux

Introduction à la série XXXIII

Cette série est la première qui paraisse sous une nouvelle Direction. En effet, il y a environ un an, mon père, mis dans l'impossibilité, par l'âge et la maladie, de continuer à assurer la direction du périodique qu'il avait fondé, voulu bien m'en confier la charge. Aussitôt je pris des dispositions pour reprendre le contact avec les abonnés, assurer le dépôt et la vente des séries déjà parues ; enfin, je fis en sorte de reprendre la publication interrompue depuis 1942 ; le présent volume est le fruit de ces efforts.

La série XXXIII sera un peu moins importante que ses devancières, ce dont il n'y a pas lieu de s'étonner : les prix de l'impression nous imposent des restrictions qui, nous l'espérons, ne seront que momentanées.

Nous avons été au plus urgent qui était de remettre en route la publication arrêtée, mais nous n'ignorons pas que deux séries antérieures ne sont pas terminées. L'une d'entre elles, la série XXX, est pour nous une cause de grandes difficultés, car il nous faut collationner des notes parfois inachevées et plusieurs fois remaniées.

La série XXXII sera achevée bien plus facilement. Le Mémoire qui doit former les fascicules IV-VI est à l'impression : dû à un de nos élèves, J. Eymé et consacré à une étude sur les Bryophytes, il viendra s'ajouter au Mémoire déjà paru de Mme R. Heim formant les fascicules I-III.

Nous souhaitons que, dans l'avenir, d'autres travaux de nos élèves viennent, comme celui de M. Eymé, trouver place dans ce journal. Mais comme nous n'ignorons pas que la Chaire, même d'une grande Université provinciale, ne peut prétendre grouper un nombre d'élèves très considérable, nous faisons appel à nos Collègues et Confrères des autres Universités et surtout aux anciens Amis et Collaborateurs du *Botaniste* dont les travaux seront volontiers accueillis dans nos colonnes. Et puis, maintenant que nous sommes libéré du travail important nécessité par la publication

chez l'éditeur Lechevalier, d'un *Traité de Cytologie* récent, nous espérons consacrer au *Botaniste* le meilleur de notre activité.

Pierre DANGEARD.

Au moment de publier cette nouvelle série nous croyons utile de reproduire l'appel adressé il y a un an aux lecteurs du *Botaniste* et aux abonnés. Les termes de cette circulaire sont encore valables aujourd'hui, mais les prix indiqués doivent être majorés de 50 %.

A nos lecteurs et à MM. les libraires.

Les années récentes n'ont guère été favorables aux publications scientifiques. *Le Botaniste* a subi comme les autres revues ou collections le contre-coup des événements : cependant, il a pu paraître assez normalement jusqu'en 1942 avec la série XXXI dont les derniers fascicules portent la date de mai 1942. Comme le soulignait P.-A. Dangeard dans l'introduction de la série XXXI, la série XXX qu'il se réserve d'achever lui-même a été retardée dans sa publication : consacrée à un travail sur les Algues Cyanophycées, elle pourrait sans doute être terminée prochainement. Reste la série XXXII dont les deux premiers fascicules sont parus en tirés à part seulement et qui n'ont pas été distribués aux abonnés. Nous espérons que cette série XXXII pourra être complétée rapidement et qu'une série XXXIII suivra ensuite.

Tous nos efforts tendront à cette remise en route d'un périodique qui a derrière lui une longue carrière et que tous ses amis souhaitent voir continuer pour le plus grand bien de la science. Cependant, comme les difficultés sont grandes, nous ne pouvons pas, comme nous le voudrions, donner des certitudes sur l'avenir qui peut être réservé à notre publication. Nous faisons confiance, dès que les conditions générales des échanges se seront améliorées, à nos fidèles abonnés. Ceux d'entre eux qui n'auraient pas reçu les dernières séries parues pendant la guerre peuvent s'adresser à la Direction du *Botaniste* dont la nouvelle adresse est à la Faculté des Sciences, *20, Cours Pasteur, à Bordeaux*, ou à notre dépositaire à Paris, la *Librairie Klincksieck, 11, rue de Lille*, pour recevoir les fascicules où les années qui leur feraient défaut. Le prix de la dernière série distribuée aux abonnés, la série XXXI (parue de 1940 à 1942), subit une augmentation assez sensible et inévitable. Son prix est maintenant de 240 francs, soit 40 francs le fascicule. Pour les abonnements versés d'avance en 1940 à l'ancien tarif, le complément sera exigé pour obtenir la série complète.

En ce qui concerne les volumes anciens qui peuvent être encore vendus séparément, le prix est porté à 300 francs (y compris la série XXXI), sauf pour certaines séries particulièrement importantes (X[e], XXVI[e]) vendues 400 francs ; enfin, les séries VI, IX, XI, XV,

XXII, XXIII, XXV, XXVII, XXVIII, qui sont en voie d'être épuisées, voient leur prix élevé à 360 francs.

La collection complète comprenant trente séries (1889-1942) est maintenant au prix de 9.600 francs. Il faut bien noter que la vente de collections complètes ne pourra pas sans doute, être continuée très longtemps. Il sera bon d'en profiter pendant que la possibilité en existe. Les demandes doivent être adressées à la librairie Klincksieck ou à la Directoin.

Le prix des séries en cours d'achèvement (XXX et XXXIII) sera fixé ultérieurement. Nous souhaitons que les demandes sur les séries anciennes et les nouveaux abonnements soient assez nombreux pour permettre d'établir ce prix aussi bas que possible. Dans ce but et afin de faire encore mieux connaître et apprécier *le Botaniste*, nous publions un relevé sommaire des matières contenues dans les trente séries parues depuis la fondation. On notera, fait sans doute assez rare, que les douze premières séries du *Botaniste* (1889-1912) sont composées presque entièrement de travaux et d'articles de son Directeur et fondateur. (Une exception est fournie par la thèse bien connue de Sappin-Trouffy sur *les Urédinées* dans la série V). L'ensemble correspond à plus de 10.000 pages et près de 600 planches.

La Direction du Botaniste :
Faculté des Sciences,
20, Cours Pasteur, Bordeaux.
C. C. postal 131.842, Bordeaux.

Note Importante

Pour tout ce qui concerne la vente des séries et des fascicules parus à ce jour, prière de s'adresser directement à la librairie Klincksieck, 11, rue de Lille, à Paris (VIIe). Les abonnements sont reçus ou renouvelés 20, cours Pasteur, à Bordeaux.

TABLE DES MATIÈRES SOMMAIRE

DES VOLUMES DU “ BOTANISTE ” PARUS DEPUIS L'ORIGINE (1889-1942)

Série I, 1889. — Recherches sur les Cryptomonadinées, les Eugléniens, les Phytoflagellés. Mémoire sur les Chytridinées. Recherches d'anatomie (mode d'union de la tige et de la racine, Sélaginelles). 270 p., XII pl. lith. ..... Prix : 300 fr.

Série II, 1890-91. — Organismes inférieurs (Vampyrelles) ; histologie des Champignons (Myxomycètes, Chytridiacées, *Ancylistes, Saprolegnia,* etc.) ; Bactériacées vertes ; anatomie des *Tmesipteris.* 276 p., XIX pl. lith. .... Prix : 300 fr.

Série III, 1892. — Nutrition animale des Péridiniens ; maladies du pommier et du poirier ; pseudofécondation chez les Urédinées ; sexualité chez les Ustilaginées ; structure des Levures. 286 p., XXIII pl. .... Prix : 300 fr.

Série IV, 1894-95. — Recherches sur la structure et sur la reproduction sexuelle des Mucorinées, de *l'Entyloma Glaucii,* des Lichens, des Ascomycètes et des Basidiomycètes. Le développement de la Truffe. Parasites du noyau (*Nucleophaga*) et du protoplasma (*Sphærita*). 256 p., 10 fig. .... Prix : 300 fr.

Série V, 1896-97. — Etude des Acrasiées, des Chytridinées, du *Sphærotheca Castagnei.* Recherches histologiques sur les Urédinées, par SAPPIN-TROUFFY. Cellules à mycorrhizes des Ophrydées. 321 p., nombreuses fig. texte.... Prix : 300 fr.

Série VI, 1899. — Etudes sur la cellule. Mémoire sur les Chlamydomonadinées. Essai sur la Karyokinèse. Théorie de la sexualité. 290 p., nombreuses fig. texte .... Prix : 360 fr.

Série VII, 1900. — Recherches sur les organismes inférieurs (Infusoires, *Bactridium, Amœba, Vampyrella, Pandorina, Polyphagus, Euglenæ, Rhizophagus, Cystopus*). Comparaison de la zoospore et du spermatozoïde. 350 p., VII pl. .... Prix : 300 fr.

Série VIII, 1902 — Etude sur le *Polytoma uvella.* Recherches sur les Eugléniens (monographie importante avec étude de l'haplomitose). 379 p., III pl., nombreuses fig. texte .... Prix : 300 fr.

Série IX, 1903-1906. — Histologie des Champignons (*Ancylistes, Mucor*). Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. 303 p., XVIII pl. .... Prix : 360 fr.

Série X, 1907. — L'origine du périthèce chez les Ascomycètes. 385 p., LCI pl. .... Prix : 400 fr.

Série XI, 1910. — Recherches sur les Amibes, les Rhizopodes, les Flagellés, les Algues inférieures, la chromatine extra-nucléaire, le noyau et son mode de division. Théorie de la sexualité. Plantules chez les Viciées (TOURNEUX). 332 p., XXXVIII pl. .... Prix : 360 fr.

Série XII, 1912. — Algues nouvelles ou peu connues (Polyblépharidées). Rayons actifs dans la synthèse chlorophyllienne. Notice sur les travaux scientifiques. XXVI + 152 p., fig. .... Prix : 300 fr.

Série XIII, 1913-14. — Recherches sur la production des Mucorinées, par F. MOREAU. La sexualité des Urédinées, par M[me] F. MOREAU. 325 p., XXVIII pl....... .... Prix : 300 fr.

Série XIV, 1921-26. — La culture des Algues. Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. 224 p., fig. texte .... Prix : 300 fr.

Série XV, 1923. — Recherches sur l'évolution des vacuoles végétales, par Pierre DANGEARD. 267 p., XIV pl. dont IX coloriées .... Prix : 360 fr.

Série XVI, 1926. — Recherches sur les tubercules radicaux des Légumineuses. Le *Vaucheria Schleicheri,* par Pierre DANGEARD. 274 p., XXIX pl. .. Prix : 300 fr.

Série XVII, 1926. — Etude des Hyménomycètes, spécialement des Agaricacées. par R. KÜHNER. Anatomie du liber interne, par Maurice JEAN. Cytologie des Péronosporées, par P.-A. DANGEARD et KIN CHAOU TSANG. 374 p., XII pl., fig. texte. .... Prix : 300 fr.

Série XVIII. 1927. — Cytologie des Exoascées, par M[lle] P. EFTIMIU. Constituants cellulaires des Algues marines, par M. CHADEFAUD. Cytologie du *Mycena galericulata* et développement du *Boletinus cavipes,* par R. KÜHNER. Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra* et sur l'origine des vacuoles, par Pierre DANGEARD. 264 p., XV pl. .... Prix : 300 fr.

Série XIX, 1927. — Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne et les questions qui s'y rattachent. 442 p., X pl., fig. texte. .... Prix : 300 fr.

Série XX, 1928-29. — Cytologie des Champignons des Lichens, por M. et Mme F. Moreau. L'iodovolatilisation chez les Algues marines, par Pierre Dangeard. Erysiphacées, par Mlle Eftimiu et S. Kharbush. Greffe de *Chysanthemum* sur *Artemisia*, par L. Daniel. Sclérotes de Myxomycètes, par M. Brandza, etc. 256 p., XII pl. .... Prix : 300 fr.

Série XXI, 1929. — Cytologie des Péronosporées, par Kin Chou Tsang. L'iodovolatilisation et les problèmes de l'iode, par Pierre Dangeard. La question du vacuome chez les Organismes inférieurs. Biologie du *Spirogyra fluviatilis*, par A. de Puymaly. Symbiose chez le *Myrica Gale*, par P.-A. Dangeard et Mme Trnka. 350 p., XXIV pl. .... Prix : 300 fr.

Série XXII, 1930-31. — Recherches sur les iodures, l'iodovolatilisation, les oxydases chez les Algues marines, par Pierre Dangeard. Recherches sur la cellule des Hépatiques par Pierre Gavaudan. Evolution des *Chara* et des *Nitella*, par M. Cazalas. Mémoire sur la terminologie des éléments cellullaires et son application à l'étude des Champignons, etc. 500 p., XIX pl. .... Prix : 360 fr.

Série XXIII, 1931. — Etudes sur les Ascomycètes (*Ascoidea, Ceratostomella, Cordyceps*, etc.), par B. Varitchak. Echanges d'iode des Algues marines, par Pierre Dangeard. Étude sur les Bactéries des Légumineuses et sur les parasites des nodosités, par Mme Trnka. 530 p., XLIV pl., dont plusieurs coloriées .... Prix : 360 fr.

Série XXIV, 1932. — Développement des Ascomycètes hypogés, par M. Clemencet. Pigments des Myxomycètes, par Th. Solacolu. *Erythrotrichia* et *Erythrocladia* de Banyuls et du Croisic, résultats expérimentaux sur l'iodovolatilisation, notes sur *l'Halosphæra*, par Pierre Dangeard. La famille des Labyrinthulées, le vacuome des algues et des Infusoires. Centrosomes et asters chez les *Lonicera*, par Feng. 357 p., XXX pl. .... Prix : 300 fr.

Série XXV, 1935. — Parasites des Eugléniens. Le genre *Marasmius*, par B. Kühner. Anatomie des Chénopodiacées et des Amarantacées, par Mao Tsung Liang. Evolution nucléaire chez le *Pericystis apis*, par B. Varitchak. Cinèses dans l'asque de *Pyronema confluens*, par J. Raymond. A propos d'une controverse avec A. Guilliermond. 471 p., XXVI pl. .... Prix : 360 fr.

Série XXVI, 1934. — Développement des Coprins, par Chun Hwang Chow. Le vacuome des grains de pollen et des tubes polliniques, algues marines nouvelles ou rares en France, par Pierre Dangeard. Pigments des Agarics et des Bolets, par R. Kühner. Cytologie des Ascomycètes (*Pyronema, Erysiphales*), par J.-R. Raymond, des Ustilaginées par Mlle Dzung. Héterocontées, Chrysomonadinées (*Fremya, Apistonema*), etc. 703 p., LVI pl. .... Prix : 400 fr.

Série XXVII, 1936. — Anatomie florale des Renonculacées, par M. Brouland. Caryologie de *l'Aesculus Hippocastanum*, par M. Pelletier. Le *Cœnogonum ebeneum* (lichen), par A. de Puymaly. Mémoire sur *l'Himantidium pectinale* (Diatomée), la biologie des Vampyrelles, l'utilisation des radiations lumineuses, 425 p., XVIII pl. .... Prix : 360 fr.

Série XXVIII, 1937. — La circulation descendante dans le corps des plantes, par C.-T. Popesco. Micronucléole et caryocinèse des Cucurbitacées, par Mme Eftimiu-Heim. Eugléniens, par M. Chadefaud. Développement des Gastéromycètes, par Brandza et Solacolu. Structure des noyaux chez quelques Angiospermes, par Pierre Dangeard. Desmidiées et leurs parasites Chytridiacées, étude sur le *Difflugia globulosa* (Rhizopode), etc. 400 p., XXXV pl. Prix : 360 fr.

Série XXIX, 1938-39. — Mémoire sur les Péridiniens. Monographie du genre *Vaucheria*, par Pierre Dangeard. Second mémoire sur les Péridiniens. Observations sur le *Vacuolaria virescens*. 338 p., XX pl. .... Prix : 300 fr.

Série XXX. — (En cours d'impression).

Série XXXI, 1939-1942. — Révision du genre *Skujella*, par P. Frémy. Variété nouvelle de *Vaucheria* et recherches sur les enclaves iridescentes des algues, par Pierre Dangeard. Recherches sur le noyau des Orchidées, par Mme Eftimiu-Heim. Recherches sur la structure des noyaux et sur l'action des fixateurs ; modifications du protoplasme au cours de la nécrobiose ; le nouveau genre *Asterosiphon* et sa place systématique, par Pierre Dangeard. 293 p., XVIII pl. .... Prix : 300 fr.

Série XXXII, 1943. — Les trois premiers fascicules sont imprimés, mais le tirage vient seulement d'être effectué. Encore non distribué aux abonnés.

Sur un genre nouveau de Chlorophycée épiphyte d'eau douce (*Ectogeron Elodeae* nov. gen., nov. sp.)

par Pierre DANGEARD

En examinant des feuilles d'*Elodea* sur des plantes cultivées en aquarium depuis longtemps au laboratoire, notre attention a été attirée par de petits thalles d'un vert foncé fixés sur la marge du limbe et dont les caractères particuliers nous ont vite convaincus qu'il s'agissait d'une Algue nouvelle et sans doute même d'un genre nouveau. Nous la désignerons sous le nom d'*Ectogeron Elodeae* nov. gen., nov. sp.

L'Algue en question affectionne spécialement le bord des feuilles d'*Elodea* et se fixe rarement sur d'autres régions du limbe. Nous ignorons pour l'instant la raison de cette localisation, mais il est bon de noter que cette propriété lui est commune avec d'autres petites Chlorophycées (*Stigeoclonium* sp. par exemple) et avec la Diatomée *Cocconeis placentula.* Il est probable que le bord des feuilles d'*Elodea* offre des facilités particulières à la fixation des zoospores et que l'aération y est meilleure que dans une autre situation. Quoi qu'il en soit, il n'est pas rare d'observer de nombreux thalles de notre Algue nouvelle, à tous les états de développement, en examinant les cellules marginales, principalement sur les feuilles âgées. Nous avons encore observé l'*Ectogeron* sur la tige d'*Elodea* et sur divers *Lemna* dont le *L. trisulca.*

Dans les premiers états du développement (stades qui suivent de près la fixation des zoospores), le thalle est une simple cellule aplatie et arrondie fixée étroitement par l'une de ses faces sur la membrane des cellules d'*Elodea* : le contenu cellulaire comprend un chromatophore vert pourvu d'un pyrénoïde amylifère très apparent au voisinage duquel se trouve un noyau nucléolé très petit (1 μ à 1 μ et demi de diamètre) ; quelques

granulations très réfringentes s'observent en outre dans le cytoplasme et nous retrouverons cette formation dans tous les stades ultérieurs (Pl. II, fig. K-N).

L'Algue se développe, à partir de cet état, en gardant son noyau unique, pendant que le chromatophore s'accroît et multiplie ses pyrénoïdes lesquels deviennent bientôt très nombreux et peuvent dépasser la vingtaine sur les thalles atteignant au plus 50 μ de diamètre. Tout en augmentant de taille, l'Algue conserve sa forme générale de disque, ou plutôt de calotte ou de dôme surbaissé et elle demeure adhérente par toute sa surface basale aplatie à la membrane des cellules épidermiques d'*Elodea*. Cependant son contour ne reste pas circulaire, mais devient plus ou moins irrégulier, incisé, souvent divisé en lobes de tailles diverses ; en s'accroissant de cette manière, tout en restant uninucléé, le thalle peut atteindre jusqu'à 100 ou 120 μ de diamètre ; le contenu demeure toujours très dense, d'un vert foncé, de telle sorte qu'il est impossible de se rendre compte de la disposition du plastidome chlorophyllien. Il semble probable qu'il est constitué par un seul chromatophore à structure de réseau compact : c'est ce que montre une coupe fixée et colorée, où l'on distingue de nombreuses travées irrégulières et anastomosées reliant les pyrénoïdes entre eux. Il ne paraît pas exister de vacuoles importantes et, comme nous l'indiquerons plus loin, le vacuome est du type dispersé. Sur les organismes âgés les pyrénoïdes deviennent moins apparents *in vivo* et il est difficile de les compter, par contre l'amidon peut devenir très abondant sous forme de grains de tailles variées répandus dans toute la cellule. Un caractère important du thalle, presque toujours présent, mais plus ou moins distinct, est la présence d'un prolongement comparable à une sorte de rhizoïde (fig. O,P). Ce prolongement occupe toujours un niveau inférieur à celui du reste de l'organisme et par des observations répétées il devient évident qu'il pénètre légèrement à l'intérieur de la membrane de l'hôte, jouant ainsi probablement un rôle de fixation ; il est donc justifié de qualifier ce prolongement de rhizoïde et d'y voir un caractère adaptatif des plus remarquable chez cette Algue épiphyte.

Un autre caractère en relation avec le mode de vie est l'opposition qui existe entre les deux faces de l'organisme : l'une qui est libre et l'autre qui adhère au support. La première, celle

qui est opposée à la base de fixation, se montre irrégulière, bosselée et divisée par des rentrants de la membrane qui dessinent des lignes enveloppantes, plus ou moins concentriques et sinueuses. Ces replis de la membrane s'apprécient surtout bien dans les coupes pratiquées transversalement (fig. D, Pl. I) et sur les enveloppes des sporanges abandonnées après leur déhiscence (fig. H, Pl. I). La disposition de la membrane et sa différenciation semblent représenter d'ailleurs l'un des traits les plus originaux de l'*Ectogeron* : en effet sa nature d'épiphyte a retenti profondément dans l'organisation morphologique, comme nous l'avons vu, en déterminant deux faces dissemblables l'une aplatie, moulée sur le support, l'autre en relief et de forme générale en calotte hémisphérique ; or cette dissymétrie se retrouve dans la membrane qui, du côté extérieur, se montre très épaissie, vallonnée et pourvue de zones d'accroissement ; en même temps cette membrane s'étend sur son pourtour en s'étalant au contact du support de façon à constituer une marge débordante plus ou moins large ; l'ensemble de cette membrane, opposée au support, affecte donc la forme d'une sorte de bouclier, ou encore d'un couvercle muni d'un rebord lamelleux. La membrane appliquée contre la feuille d'Elodée est beaucoup plus simple, moins épaisse et lisse ; ses propriétés semblent d'autre part différentes, comme nous le verrons en étudiant le mode de déhiscence des sporanges.

Le contenu cellulaire renferme deux sortes de produits de réserve : d'une part de l'amidon qui est formé très abondamment, non seulement autour des pyrénoïdes sous forme d'une couronne amylacée, mais encore un peu partout à la surface du chromatophore ; d'autre part un produit du métabolisme de nature inconnue sous l'aspect de petits corps très réfringents et de formes variées (grains, tablettes, bâtonnets). Ces grains réfringents représentent en réalité des éléments endovacuolaires comme le montre une coloration vitale au rouge neutre. Celle-ci met en effet en évidence un grand nombre d'éléments vacuolaires à l'état de petites sphérules dont les unes sont homogènes et les autres contiennent les corps réfringents, visibles *in vivo*, sous forme d'inclusions incolores. Les éléments colorables vitalement représentent évidemment le vacuome de la cellule, lequel est donc dépourvu de larges vacuoles, mais constitué le plus ordinairement par un grand nombre de minus-

cules granulations arrondies et, plus rarement, par des éléments allongés et des filaments minces anastomosés en réseau à l'intérieur du cytoplasme ; ce dernier état du vacuome s'observe surtout dans les thalles âgés.

Dans les jeunes thalles le vacuome se montre ordinairement composé de quelques dizaines de sphérules vacuolaires d'environ 1/2 μ à 1 μ de diamètre, qui fixent le rouge neutre en se colorant en rouge, et le bleu de crésyl en prenant une teinte violacée. Après coloration vitale, ces sphérules se montrent le plus souvent homogènes, ce qui semble indiquer une dissolution facile des inclusions réfringentes si apparentes *in vivo* : ces inclusions se présentent donc comme des sortes de concrétions, d'aspect cristallin, déposées dans les éléments du vacuome et susceptibles de repasser en solution dans le suc vacuolaire. Nous insistons sur les caractères de ce vacuome très condensé, car il représente un type d'appareil vacuolaire assez exceptionnel, ou pour mieux dire, peu connu encore dans le groupe des Chlorophycées aquatiques ; il serait plus répandu chez les Algues dites aériennes et vivant dans l'air humide. Nous mettons en garde d'autre part contre l'interprétation qu'on pourrait être tenté de donner de certains éléments vacuolaires à inclusions en les rapprochant ou en les assimilant à des dictyosomes.

La nature chimique des inclusions vacuolaires a fait l'objet de certaines recherches de notre part. L'acide osmique, dans une action un peu prolongée, donne des résultats particulièrement remarquables, en colorant la substance fondamentale du vacuome, tout en laissant les inclusions incolores : il en résulte des aspects divers (fig. U, Pl. II), suivant l'abondance de cette substance fondamentale et suivant la manière dont elle se localise autour des enclaves déterminant la formation d'un croissant ou d'un cercle noirci. Certaines petites vacuoles se colorent également en noir en totalité et se montrent dépourvues d'inclusions. Le bichromate de potasse en solution à 3 % colore à la longue en brun le contenu des vacuoles, mais les inclusions demeurent incolorables : il semble donc que le vacuome soit imprégné de tannoïdes ; mais ces réactions ne nous renseignent pas sur la nature des concrétions vacuolaires ; l'alcool faible ou fort, le xylène, respectent ces dernières et ne les dissolvent pas ; mais, après l'action de l'alcool à 70°, on observe, surtout sur les thalles âgés, que les inclusions vacuolaires se colorent

en jaune sale ou en brunâtre : cette coloration nous a d'abord intrigué, mais nous pensons qu'il faut y voir une fixation des pigments carotinoïdes des plastes déplacé par l'alcool ; il se produit là un effet analogue à celui qui a déjà été signalé par P. A. DANGEARD, chez d'autres Algues.

La membrane de l'*Ectogeron* est, comme nous l'avons vu, différenciée du côté extérieur où elle présente de nombreux plis et une striation souvent très apparente. Les plis, vus de face, ont la forme de lignes enveloppantes plus ou moins concentriques et, sur une coupe, ils montrent leur véritable nature qui consiste en des rentrants de la membrane particulièrement épaissie à ce niveau. L'existence de cellulose n'est pas certaine, au moins chez les jeunes thalles et c'est seulement sur des organismes âgés que nous avons observé une légère réaction positive avec l'acide sulfurique et l'iode, surtout dans la région du rhizoïde. Dans l'emploi de ce réactif nous n'avons obtenu le plus souvent aucun résultat positif appréciable, alors que les membranes d'autres Algues voisines, comme des *Œdogonium* se coloraient nettement en bleu. D'autre part la membrane de l'*Ectogeron* ne se colore pas avec le rouge Congo ammoniacal. Si la cellulose fait défaut, ou bien est rare, par contre la richesse en composés pectiques paraît considérable, comme le montre une coloration au rouge de ruthénium. Il est très instructif de pratiquer cette coloration sur les thalles fixés par l'alcool, puis éclaircis au moyen d'un passage par l'alcool absolu et le xylol : les thalles de l'*Ectogeron* se signalent alors par une intense coloration rouge après un séjour de quelques minutes dans une solution faible d'oxychlorure de ruthénium (fig. V, Pl. II). Grâce à cette coloration on peut mettre en évidence la région marginale étalée sur le support et parfois très étendue en largeur en certaines régions. Les plis concentriques se signalent par leur teinte accentuée.

Les colorations au rouge de ruthénium nous ont permis de reconnaître d'autre part une particularité qui, autrement, aurait bien pu nous échapper : il s'agit d'une sorte de capuchon à membrane épaissie qui occupe le point le plus élevé du thalle, de sorte que cette région correspond évidemment à la partie la plus ancienne de la paroi, c'est-à-dire à celle qui s'est différenciée initialement dès la germination de la spore. Ce qui confirme bien cette manière de voir, c'est que le très jeune

thalle, n'ayant encore que 7 à 10 μ de diamètre montre déjà ce capuchon sous la forme d'une sorte de croissant unilatéral à membrane épaissie. Tout se passe, par conséquent, comme si le thalle s'était développé à partir de ce capuchon initial en s'étalant sur le support et en s'accroissant par zones successives d'une manière très irrégulière d'ailleurs et généralement très inégale dans les différentes directions. Cette croissance du thalle et de la membrane qui l'abrite s'accompagne d'une forte élaboration de composés pectiques surtout sur la marge débordante. L'ensemble n'est pas sans rappeler finalement la coquille d'un Mollusque Lamellibranche comme une Gryphée ou une Huître portugaise.

Le mode de reproduction qui paraît le plus fréquent chez l'*Ectogeron* est la reproduction asexuée par des zoospores ou par des aplanospores formées en grand nombre à l'intérieur des thalles transformés en totalité pour l'occasion en sporanges. La reproduction est donc du type hologame et elle intervient généralement dans des thalles adultes qui ont atteint leur taille maxima ; cependant il arrive souvent, lorsque les conditions extérieures sont favorables, que des individus de tailles très diverses subissent les cloisonnements conduisant à la sporulation. Le thalle reste certainement uninucléé jusqu'au moment de la reproduction et c'est alors que se produit la division du noyau qui est suivie de la formation d'une première cloison. Les divisions se succèdent ensuite de façon à donner finalement de très nombreuses cellules à contours polyédriques pressées les unes contre les autres et possédant chacune un pyrénoïde bien visible ; un bâtonnet de carotène, ou *stigma*, fait son apparition dans chacune de ces cellules destinées à donner une zoospore. Le nombre des zoospores formées dans un gros thalle dépasse certainement la centaine et résulte ainsi d'un cloisonnement successif.

La déhiscence du zoosporange est assez particulière : il ne se produit pas en effet d'orifice de déhiscence dans la paroi externe, mais celle-ci se trouve déplacée en bloc et rejetée sur le côté par suite du gonflement de la paroi interne. Les zoospores en mouvement, avant leur sortie, sont donc renfermées dans un sac dont la paroi est formée précisément par la couche membranaire interne gonflée et gélifiée ; par suite de l'augmentation de volume du sac sporangial, celui-ci soulève la membrane

supérieure qui se détache comme un couvercle (fig. G, Pl. I).

La déhiscence du sporange se fait donc grâce au rejet sur le côté d'une partie de la membrane assimilable à un couvercle qui se détache, soulevé par suite de la dilatation du sac sporangial. L'autre partie de la membrane constituée par la région du thalle adhérente à l'épiderme de la feuille-support demeure sans doute en place, mais il est difficile de s'en assurer et il ne serait pas impossible qu'elle se gélifiât plus ou moins complètement et qu'elle contribuât ainsi à la formation de la paroi du sac sporangial.

Dans une vésicule sporangiale, le mouvement des zoospores peut s'observer pendant des heures ; il arrive d'ailleurs que la vésicule ne s'ouvre pas et que les spores s'arrondissent et se transforment en aplanospores. Dans certains cas nous avons observé des groupes de spores associées par deux et s'agitant avec des mouvements désordonnés à l'intérieur de la vésicule sporangiale ; nous avons trouvé également de ces groupes mis en liberté dans le milieu extérieur. Tout d'abord nous n'avions guère attaché d'importance à ce fait, supposant qu'il s'agissait de zoospores anormales dont la séparation complète ne s'était pas effectuée. Plus tard, lorsque nous avons été amené à comparer l'*Ectogeron* aux *Chlorochytrium* nous avons pensé qu'il y avait peut-être là l'indication d'une copulation de gamètes : on sait en effet que le *Chlorochytrium Lemnae* forme facilement des gamètes qui s'unissent de bonne heure à l'intérieur du sac gamétangial, ou après leur libération dans le milieu extérieur. Partant de là, nous avons recherché systématiquement si, parmi les sporanges, il n'y en aurait pas certains qui formeraient des gamètes ; effectivement nous avons obtenu des preuves assez certaines d'une reproduction par gamètes dans certains cas : nous en reparlerons plus loin.

Quoi qu'il en soit, les zoospores dont nous avons observé la libération, une fois mises en liberté dans l'eau, se meuvent en ligne droite au moyen de leurs flagelles et elles montrent, pendant leur course, une oscillation caractéristique due à leur forme aplatie et qui permet de les reconnaître facilement.

A l'état vivant la zoospore arrêtée n'est pas sans ressemblance avec un individu de *Chlamydomonas* (fig. I, Pl. I) : vue de face, elle présente un contour ovalaire ou elliptique, parfois presque sphérique, et porte à l'avant deux cils égaux un peu

rabattus vers l'arrière et dont la longueur atteint sensiblement celle du corps lui-même ; vu de profil, le contour est fusiforme, ce qui met bien en évidence l'aplatissement accentué de cette zoospore. A l'intérieur du corps on note la présence d'un chromatophore en forme de bande pariétale assez large et pourvu d'un pyrénoïde ; dans le tiers antérieur du corps une bandelette orangée forme le stigma. La zoospore renferme encore des granulations réfringentes qui, à n'en pas douter, correspondent aux granulations de même apparence observées dans les thalles en voie de développement.

Il n'est pas rare de trouver sur les feuilles d'*Elodea* de très jeunes thalles de l'*Ectogeron* dont la taille ne dépasse guère celle d'une zoospore et qui proviennent par conséquent d'une zoospore fixée depuis très peu de temps (fig. K, Pl. II). Ces thalles sont circulaires et montrent un pyrénoïde très apparent ; de bonne heure leur membrane s'applique sur le support et s'entoure d'une marge pectique gélifiée. La croissance des thalles et leur différenciation se poursuit ensuite jusqu'à un nouveau cycle de reproduction. A côté des zoospores, il n'est pas rare d'observer la production d'aplanospores, mais il s'agit dans tous les exemples que nous avons eu l'occasion de rencontrer, de zoospores arrêtées dans leur développement et demeurant à l'intérieur du sac sporangial sous forme de spores arrondies à parois minces. La formation d'aplanospores ne nous paraît pas ainsi constituer un mode régulier de reproduction asexuelle chez l'*Ectogeron*, mais un procédé quelque peu anormal résultant d'un obstacle à la mise en liberté des zoospores et à leur évolution habituelle.

La reproduction asexuée par zoospore s'est montrée très fréquente au cours des mois d'hiver, dans l'aquarium où se trouvaient conservés les *Elodea* contaminés : la température de l'eau y variait entre 10 et 15°. D'autre part il suffisait de prélever quelques feuilles et de les porter à l'étuve à 25° pour obtenir au bout de 24 h. la formation de nombreux sporanges. C'est à la suite d'un de ces séjours à l'étuve que nous avons constaté la formation de gamètes très nombreux. Les gamétanges ne diffèrent des zoosporanges que par la production d'éléments ciliés plus petits et plus nombreux, moins colorés aussi que des zoospores et d'une teinte plus jaune ; les gamètes semblent

également moins riches en substances de réserve (corps réfringents) (fig. J, Pl. I).

Mis en liberté dans l'eau les gamètes donnent naissance à des groupes de deux, ou d'un plus grand nombre de partenaires lesquels, par suite de leur agitation désordonnée, sont difficiles à suivre et à observer. Les gamètes appariés sont en général sensiblement de même taille : il y a donc isogamie, mais il n'est pas rare non plus de rencontrer des cas d'hétérogamie et, dans les groupes multiples, les gamètes rassemblés sont souvent très hétéromorphes ; il est difficile de savoir à quoi tiennent ces différences. La destinée des œufs ainsi formés reste inconnue.

La position systématique de l'*Ectogeron* ne nous a pas semblé à première vue facile à établir. Comme il arrive pour les formes spécialisées il paraissait tout d'abord difficile de lui attribuer une place certaine dans la classification. Il s'agit évidemment d'une Chlorophycée et d'une Isokontée du groupe des Protococcales (Chlorococcales de FRITSCH), comme le montre la présence de zoospores à cils égaux nées par division d'un thalle unicellulaire et uninucléé. Dans cet ordre des Chlorococcales si varié et où certains auteurs rangent des formes aussi différentes que les Chlorelles et les *Hydrodictyon*, nous avons bien vite pensé que l'*Ectogeron* pourrait être rapproché des *Chlorochytrium* dont il existe plusieurs espèces, la plus connue étant le *C. Lemnae* endophyte dans les espaces intercellulaires de *Lemna trisulca*. Ce rapprochement est devenu rapidement une certitude, à mesure que nous prenions connaissance de certains détails du développement signalés chez les *Chlorochytrium*. Nous pensons même que certaines espèces rattachées par les auteurs aux *Chlorochytrium* ne sont en réalité peut-être que des *Ectogeron*.

Les *Chlorochytrium*, étudiés par KLEBS (1881) autrefois, possèdent un thalle en forme de sac ovalaire ou lobé, uninucléé, entouré d'une membrane relativement épaisse. Le plastidome est de structure complexe, formant une sorte de réseau pariétal qui envoie des prolongements vers l'intérieur. Le développement est assez particulier, car, d'après les travaux de KURSSANOW et SCHEMAKAHNOVA (1927), l'appareil végétatif serait diploïde et la méiose se produirait dans les premières divisions du noyau précédant la formation des gamètes. Après la formation d'une planozygote à 4 cils par fusion de gamètes biciliés, celle-ci se

fixe sur l'hôte et après avoir fait pénétrer un tube germinatif dans les espaces intercellulaires s'y accroît en un thalle uninucléé et diploïde. Parfois, au lieu de gamètes, se formeraient des zoospores à développement direct (zoospores proprement dites ou gamètes parthénogénétiques). La formation des gamètes ou des zoospores a lieu par divisions successives et leur déhiscence se fait par l'intermédiaire d'une vésicule qui se libère de l'enveloppe du gamétange et à l'intérieur de laquelle les fusions sexuelles se produisent. Nous voyons beaucoup d'analogie entre ce procédé et celui que nous avons observé dans l'*Ectogeron*. La constitution du thalle uninucléé, celle du plastidome chlorophyllien, la présence d'une membrane épaisse et différenciée sont des caractères qui établissent à notre avis une relation incontestable entre le genre *Chlorochytrium* et l'*Ectogeron*, mais le mode de vie épiphyte a entraîné chez l'*Ectogeron* une spécialisation morphologique très poussée dont il n'existe pas trace chez les *Chlorochytrium* dont toutes les espèces décrites semblent vivre en endophytes (1).

Nous pouvons donc considérer le nouveau genre *Ectogeron* comme un représentant de la famille (ou sous-famille, suivant les auteurs) des Chlorochytriacées, caractérisé essentiellement par son habitat épiphyte sur les feuilles d'*Elodea*, son thalle en bouclier irrégulier, mamelonné et incisé, sa membrane différenciée en deux parties, région basale et couvercle, sa reproduction par des zoospores nées par division successive.

(1) Il est possible d'ailleurs que certains *Chlorochytrium* possèdent des affinités plus étroites avec l'*Ectogeron* que n'en montre l'espèce principale la mieux connue, *Chl. Lemnae*. Ce qui le laisserait supposer c'est l'existence d'une espèce décrite par Klebs autrefois (1881), le *Chl. knyanum* et encore très insuffisamment connue, mais dont certains caractères rappellent ceux de l'*Ectogeron Elodeae* : ainsi les thalles irréguliers sont pourvus d'une sorte de prolongement ou de pédicule, les gamètes font défaut mais les zoospores biciliées sont de forme elliptique et légèrement comprimée. Cependant cette espèce est indiquée comme endophyte chez divers *Lemna* et chez d'autres plantes aquatiques et sa conformation est bien, semble-t-il, celle d'un *Chlorochytrium* et non d'une Algue épiphyte et dissymétrique comme l'*Ectogeron*. Il est permis de se demander d'ailleurs si les auteurs n'ont pas décrit comme un *Chlorochytrium* endophyte une Algue qui était en réalité épiphyte. Sur de vieilles feuilles de plantes aquatiques encombrées d'organismes divers, il est parfois difficile de s'assurer du caractère endophyte ou ectophyte d'une Algue microscopique. S'il y avait eu erreur, notre *Ectogeron* pourrait donc avoir été précédemment observé et classé à tort dans le genre *Chlorochytrium*. L'étude des *Chlorochytrium* et de leurs diverses espèces serait d'ailleurs, à notre avis, entièrement à reprendre.

Diagnose de l'*Ectogeron Elodeae* nov. gen., nov. sp.

Thallus viride, epiphyticum, apud folias et caules Elodeae canadensis, suborbiculare, irregulariter incisum et lobatum, tota inferiore parte ad hostem adfixum, membrana laevi et plana ; superiore parte, rugosa, gibbera, membrana crassa et lamellosa, sulcata, circulis subconcentricis notata, margine apud hostem expansa, membranacea, operculo simile. Thallus juvenile, zoospora ortum, 7-8 μ latum, deinde usque ad diametrum 100-120 μ *crescens, semper uninucleatum ; chloroplasto unico, irregulariter ramoso et lobato, toto cellulari corpore distributo ; juvenili stato, cum pyrenoideo unico, postea cum numerosis pyrenoideis* (20 *aut magis*) *amylum gerentis, instructo. Sphaerulis vacuolariis numerosis, parvis, substantiam refringentem, sub stato cristallino depositam, continentis. Propagatio zoosporis aut gametis. Zoosporae numerosae* (100 *aut magis*) *in sporangiis tota divisione corporis natae, septis deinceps formatis, ab origine in sacco sporangiale deinde membranae superae disjunctione liberato, inclusae, opercul i instar ; forma subellipticae, compressae* 5-6 μ *latae,* 8-10 μ *longae, ciliis duobus aequalibus instructae, chloroplasto et pyrenoideo unico. Gameti, zoosporis similes, sed minores, minus colorati, modo simile nascentes, copulatione isogamico aut heterogamico.*

BIBLIOGRAPHIE

Klebs (G.). — Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. *Bot. Zeit.*, **39**, 249, 1881.

Bristol (B. M.). — On the life history and cytology of *Chlorochytrium grande* sp. nov. *Ann. Bot.*, **31**, 107-26, 1917.

— On the alga flora of some dessicated Englisch soils. *Ann. Bot.*, **34**, 35-80, 1920.

Cohn (F.). — Ueber parasitische Algen. *Beitr. z., biol. der Pfl.*, **I**, 87-108, 1872.

Freeman (E. M.). — Observations on *Chlorochytrium. Minnesota Bot. Stud.*, **2**, 195-204, 1899.

Kurssanow et Schemakhanowa (N. M.). — Sur la succession des phases chez les algues vertes. Le cycle de développement du *Chlorochytrium Lemnae* Cohn. *Arch. russ. Protistol.*, **6**, 131-146, 1927 ; abstr. in *Bot. Centralbl.*, n° 5, **14**, 362-3, 1929.

Moore (G. T.). — Algological notes I. *Chlorochytrium geophilum* Bohlin. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **4**, 271-8 1917.

PLANCHE I

A, B, C, D. — Coupes de thalles diversement développés de l'*Ectogeron Elodeae*, dans les figures A et B, une portion de la feuille d'*Elodea*, servant de support a été représentée ; E, thalle vu de face montrant la première division au début de la formation du sporange ; F, cloisonnement plus avancé dans le sporange ; G, sporange rempli de spores motiles avec la membrane externe rejetée sur le côté et vue de profil ; H, sporange formant un vésicule remplie de spores motiles et membrane externe vidée de son contenu ; I, zoospores vues de face, de profil et arrondies après fixation et perte des cils ; J, stade de la copulation et deux zygotes venant de se fixer. Gross. 1.000, sauf pour les figures G grossie 400 fois et I, grossie 12 à 1.500 fois.

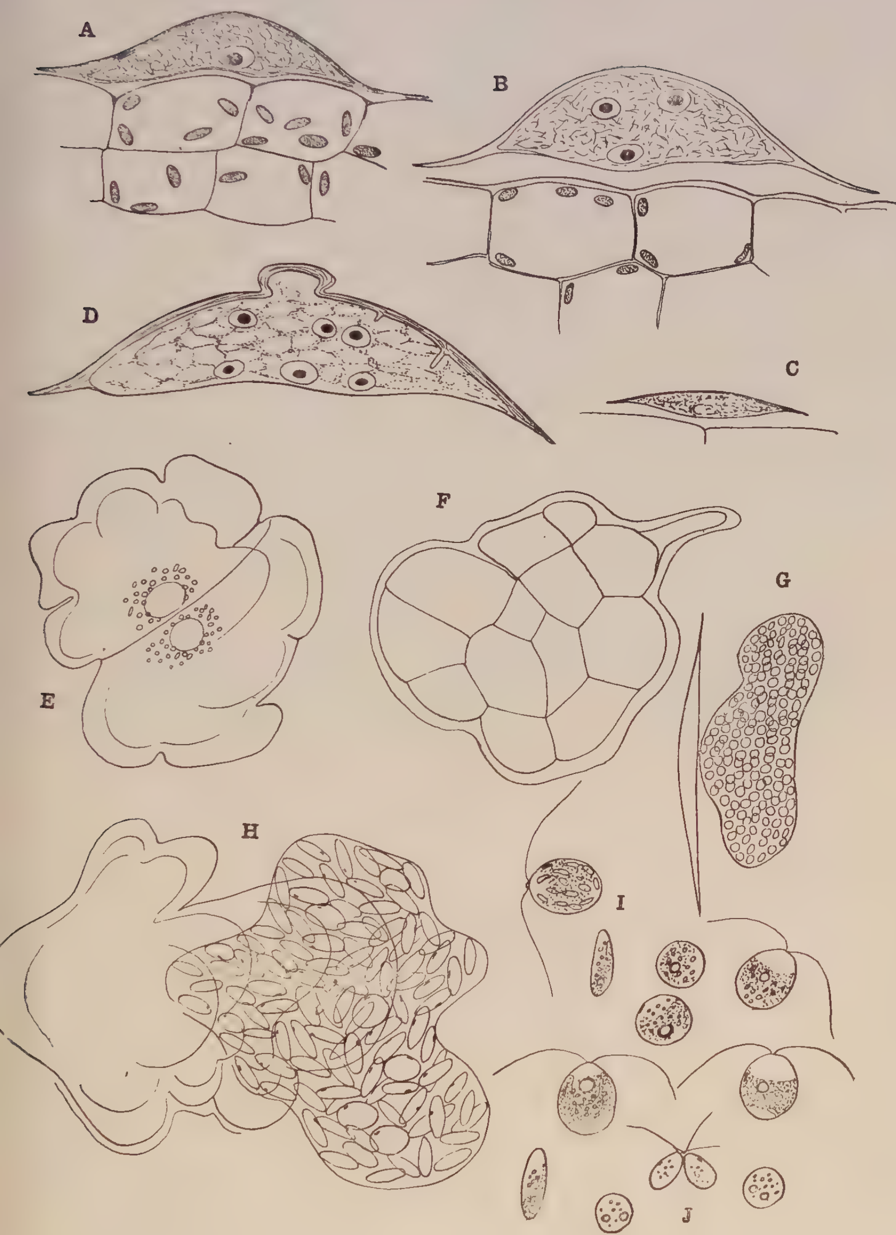
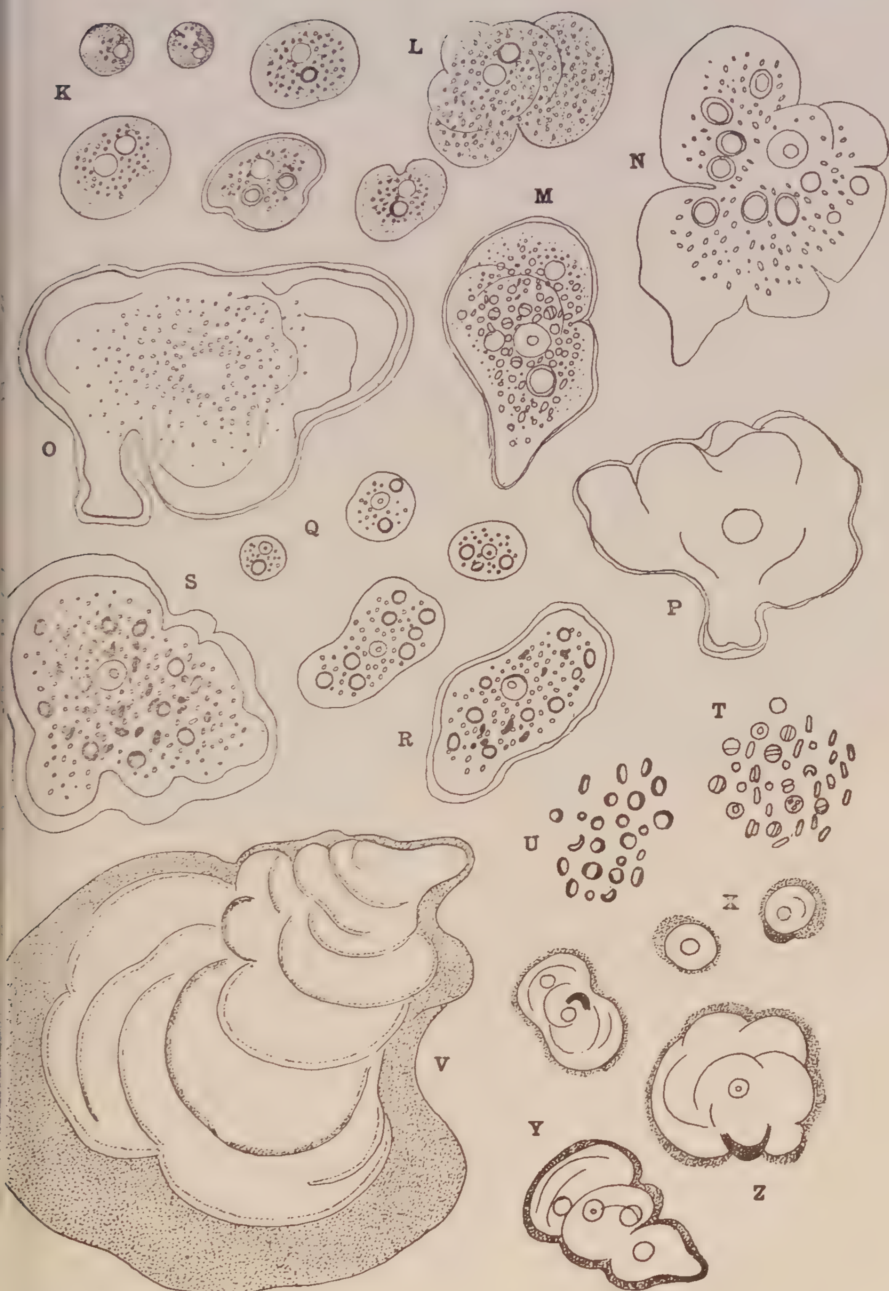

A
B
D
C
F
G
E
H
I
J

PLANCHE II

Fig. K-L, thalles de l'*Ectogeron Elodeae* à divers stades du développement à partir de la zoospore fixée ; M, N, thalles adultes, ou presque adultes, montrant la forme générale lobée et incisée, les inclusions diverses, les pyrénoïdes, le noyau ; O, thalle à inclusions nombreuses et très petites ; P, thalle dont le contour seul a été figuré, ainsi que l'emplacement du noyau ; Q, R, S, thalles de tailles diverses après traitement par l'eau iodo-iodurée ; les pyrénoïdes sont nettement mis en évidence ainsi que l'amidon extra-pyrénoïdien ; les autres inclusions sont restées incolores ; T, formes diverses des inclusions réfringentes *in vivo* ; U, inclusions réfringentes (vacuome) après action de OsO^4 ; V, thalle de grande taille après coloration de sa membrane par le rouge de ruthénium ; X, Y, Z, thalles de petites tailles après coloration par le rouge de ruthénium qui met en évidence dans certains cas la calotte membranaire initiale. Le grossissement est de 1.000, sauf pour les figures T et U grossies 2.000 fois.


K
L
N
M
O
Q
S
P
T
R
U
X
V
Y
Z

Sur la présence d'un *Trentepohlia* exotique (*T. lageniferum* Hildebrand) dans la région de Bordeaux

par Pierre DANGEARD

L'algue qui fait l'objet de cette note est apparue dans des conditions assez curieuses et son développement nous a longtemps intrigué : c'est en effet dans un semis affectué le 20 août 1943 de spores de Fougères (*Polystichum Filix-mas*) récoltées aux environs de Bordeaux que s'est développée l'algue en question ; le milieu était constitué par une solution de Knop renfermant I p. 1000 de colchicine incorporée à de l'agar. La présence de la colchicine, disons-le tout de suite, ne semble avoir eu aucun effet appréciable sur le développement et, dans la suite, la culture fut transférée à diverses reprises et sans inconvénient sur du milieu de Knop pur additionné d'agar. Dans les tubes de cultures plusieurs thalles se développèrent à différents niveaux : ils se distinguaient par leur croissance régulière en direction centrifuge à partir d'un centre de façon à donner bientôt de petits coussinets composés de filaments les uns rayonnants dans l'agar et à la surface, les autres dressés et atteignant bientôt quelques millimètres de hauteur. Les coussinets, à leur début, avaient une belle couleur verte, mais lorsqu'ils vieillirent et en particulier lorsque, au bout de plusieurs mois, le milieu commença à se dessécher, la couleur passa progressivement au jaune pâle, puis au rouge orangé.

Nous avions pu croire tout d'abord que cette algue à l'allure si particulière pouvait appartenir au genre *Microthamnion* de Naegeli, mais l'examen microscopique n'a pas tardé à montrer que ce rapprochement était inexact (ainsi la ramification des filaments est différente). L'assimilation aux Trentepohliacées et l'attribution au genre *Trentepohlia* nous a bientôt paru indiscutable, d'autant plus qu'une espèce de *Trentepohlia* décrite autrefois par Hildebrand, le *T. lageniferum*, correspond assez exactement à nos échantillons développés en

culture. Nous verrons cependant qu'il n'y a pas concordance absolue entre les caractères attribués, dans les ouvrages, au *Trentepohlia* de HILDEBRAND et notre espèce. Comme d'autre part le *Trentepohlia lageniferum* n'a été observé jusqu'ici, à notre connaissance, que dans les régions tropicales (ou dans les serres où l'on cultive des plantes exotiques) il paraissait assez surprenant de le trouver dans une culture au laboratoire parmi des spores de Fougère-mâle récoltés dans la campagne environnante et alors que nous n'avions fait aucun semis en provenance d'une serre quelconque.

Le *Trentepohlia lageniferum* Hildebrand, comme nous pouvons l'appeler désormais, croît assez lentement en culture : ainsi de jeunes plantes repiquées en janvier 44 n'avaient atteint leur plein développement qu'en juillet de la même année. Les cultures d'ailleurs seraient sans doute susceptibles de s'accroître bien plus longtemps, s'il ne se produisait pas à la longue un desséchement du milieu (même en flacons Erlenmeyer). Ce desséchement, comme nous l'avons vu, amène le jaunissement, puis l'apparition d'une coloration orangée dans les filaments dressés (production abondante de carotène).

Les plus grosses touffes que nous ayions observées dans nos cultures avaient atteint environ 8 m/m de diamètre et elles se composaient de filaments rameux vert-pâle ou vert-jaune s'étendant à la surface (et aussi un peu au-dessous à l'intérieur du substrat) et de filaments dressés s'orientant parallèlement les uns aux autres, sensibles d'ailleurs à la lumière et dirigés par elle (avec phototropisme positif). Les filaments dressés formaient au centre, dans la partie médiane des coussinets, là où ils étaient les plus longs, des sortes de mèches en s'accolant les uns aux autres : ils avaient un reflet doré. Au mois d'avril, en plaçant un fragment de culture dans l'eau, nous avons observé la présence de nombreux sporanges et de nombreuses zoospores. Nous décrirons tout d'abord les caractères microscopiques du thalle, avant de passer à l'étude de la reproduction.

Nous avons dit qu'on pouvait distinguer des filaments rampants à la surface du substratum ou pénétrant à son intérieur et des branches dressées aériennes. Cette distinction est peu marquée au point de vue morphologique, mais, d'une manière générale, les filaments de base sont formés de cellules plus courtes et plus renflées dont la longueur atteint seulement

deux ou trois fois la largeur, tandis que les cellules des filaments dressés sont couramment sept à dix fois plus longues que larges. La ramification des filaments dressés est assez nettement pennée, mais d'une façon très irrégulière souvent unilatérale (fig. A, Pl. III) : les rameaux vont en décroissant du sommet à la base et l'extrémité des branches principales reste dépourvue de rameaux sur une assez grande longueur ; les rameaux peuvent eux-mêmes, à une certaine distance du sommet, se garnir de ramules à disposition fréquemment unilatérale ; l'importance de la ramification est très variable et il n'est pas rare de rencontrer des branches d'une grande longueur et dépourvues de tous rameaux de second ordre (fig. B, Pl. III).

Les caractères cellulaires correspondent assez bien à ceux du genre *Trentepohlia* d'une manière générale, cependant les membranes sont minces, contrairement à ce qui existe dans la plupart des espèces du genre en question (fig. G-L, Pl. III). La cellule renferme un seul noyau que l'on met facilement en évidence avec un réactif simple comme l'eau iodo-iodurée. Les plastes verts, dépourvus de pyrénoïdes, sont nombreux, en forme de plaquettes, ou de bandelettes ou parfois allongés et rubanés ; l'amidon fait défaut, mais la plupart des cellules renferment des grains rouge-orangé ou des globules sphériques plus ou moins gros de couleur jaune d'or : il s'agit de carotène qui peut n'exister qu'à l'état de traces, mais qui s'accumule souvent aussi en quantité importante, soit sous forme d'amas de granules, soit sous forme de sphérules d'aspect oléagineux. Le carotène, comme il est facile de s'assurer est indépendant du système des plastes et indépendant aussi du vacuome. Des gouttelettes d'huile réfringentes, incolores, qui deviennent d'un beau noir par l'osmium s'observent aussi fréquemment. Le vacuome se compose de grandes vacuoles qui se colorent vitalement par le rouge neutre d'une manière homogène (en rouge brique) ou qui peuvent donner lieu à des précipitations de globules fortement colorés animés de mouvements browniens.

La reproduction a lieu au moyen de zoospores à deux cils égaux formées en grand nombre dans des sporanges particuliers nés en des points quelconques du thalle, mais surtout à la base des filaments dressés (fig. B-E, Pl. III). Les sporanges se forment aux dépens de certaines cellules qui se renflent beaucoup et constituent plus souvent à maturité des sortes de bou-

teilles munies d'un long col par où se fait la déhiscence. Les sporanges sont relativement très gros par rapport aux filaments qui les portent et leur forme est souvent des plus bizarres et très irrégulière (fig. M, F, Pl. III) ; bien que la déhiscence se fasse toujours par un seul orifice situé à l'extrémité d'un long tube, il n'est pas rare d'observer d'autres prolongements de même apparence mais ne servant pas à la déhiscence qui peuvent donner à l'ensemble la forme d'une bosse de polichinelle (fig. R, Pl. IV). Les sporanges avant maturité renferment de nombreux chloroplastes isolés. distincts et aussi un ou plusieurs amas de granules ou de gouttelettes orangés ; le contenu devient dense, les vacuoles se réduisent à un réseau pariétal comme peut le montrer une coloration vitale au rouge neutre.

Les zoospores sont produites, dans chaque sporange, en nombre élevé, sans doute plus de 60 à la fois ; on les voit s'agiter, au moyen de leurs cils, en une danse désordonnée et très rapide, avant l'ouverture de l'orifice de déhiscence qui pourra permettre leur mise en liberté. Nous avons assisté à plusieurs reprises à la sortie des zoospores qui s'engagent une à une dans le tube de déhiscence où elles glissent pour arriver jusqu'à l'extérieur et être évacuées : comme les zoospores, en raison de leur taille ne peuvent passer qu'une à une dans le tube de sortie, il serait facile, avec un peu de patience, de faire un compte exact des zoospores produites dans un sporange donné. Pendant qu'elles s'engagent dans le goulot de sortie, les zoospores se déforment de façon variée, montrant des mouvements amiboïdes bien caractérisés (fig. N, Pl. IV).

Les zoospores en liberté se déplacent très rapidement (fig. T, Pl. IV). A condition de les immobiliser légèrement avec un peu de solution osmique faible, on peut voir leurs deux longs flagelles égaux insérés dans la région apicale, leur appareil chlorophyllien et leur stigma situé vers la moitié du corps ou parfois tout à fait à l'arrière. La forme générale est ovale allongée (de 8 à 10 μ de long, sur 3 ou 4 μ de large), les cils atteignant près de deux fois la longueur du corps. Le chromatophore est formé probablement d'un seul plaste, mais il paraît décomposé en granules incolores et en petites plaquettes vert-jaune qui rendent ses contours peu apparents : on pourrait croire à l'existence de plastes nombreux et distincts, mais dès que la spore s'est fixée, qu'elle s'est arrondie et qu'elle germe, le chromatophore unique apparaît nette-

ment (fig. T). Les zoospores renferment souvent un grand nombre de grains de carotène, de sorte qu'il n'y a pas alors de point rouge privilégié : ces granules ont une situation périphérique. Les zoospores peuvent présenter différentes formes anormales (fig. T) ; après s'être fixées, elles germent sans doute immédiatement en donnant un filament qui se cloisonne. Nous avons observé aussi la germination de zoospores demeurées à l'intérieur des sporanges et qui s'étaient transformées en aplanospores (fig. P, Pl. IV). Bien que nous ayions observé parfois des zoospores plus grosses que les autres et plus globuleuses, nous pensons qu'elles représentent une variation, d'ailleurs assez rare, et sans signification sexuelle. Nous n'avons rien vu qui puisse faire penser à une copulation de gamètes. Jusqu'à nouvel ordre l'espèce en question semble ne se reproduire que par des zoospores alors qu'on connaît l'existence de gamètes et de gamétangès chez beaucoup de *Trentepohlia*.

Le genre *Trentepohlia*, où l'on compte de nombreuses espèces exotiques a été l'objet d'une monographie bien connue de Hariot en 1889. Récemment (1939) la famille des Trentepohliacées a donné lieu à un travail systématique de H. Printz qui répartit les différents membres de ce groupe dans les genres suivants : *Trentepohlia* Martius, *Phycopeltis* Millardet, *Cephaleuros* Kunze, *Stomatochroon* Palm, *Physolinum* Printz. Les genres *Trentepohlia* et *Phycopeltis* sont eux-mêmes subdivisés en sous-genres. L'espèce de *Trentepohlia* qui se rapproche le plus de notre algue bordelaise est le *T. lageniferum* décrit par Hildebrand, en 1861, comme espèce du genre *Chroolepus* : elle formait un revêtement de couleur orangée sur l'écorce de diverses lianes dans la serre des Palmiers du Jardin botanique de la ville de Bonn. Depuis, le *T. lageniferum* a toujours été observé, soit dans les régions tropicales soit dans les serres de plantes exotiques.

Les observations de Hildebrand coïncident assez bien avec les nôtres en ce qui concerne, la ramification du thalle, la forme et la disposition des sporanges : cependant il existe un certain nombre de traits morphologiques qui sont loin d'être concordants : ainsi tous les auteurs décrivent chez le *T. lageniferum* des cellules renflées dans la partie médiane, ce qui leur donne une forme de tonnelet ; or ce caractère est peu marqué dans notre espèce, au moins dans les filaments dressés et les cellules sont souvent presque cylindriques et très allongées ; seules les cel-

lules de la base peuvent être relativement courtes et renflées. La dimension des coussinets semble également avoir atteint dans nos cultures une valeur bien supérieure à celle qui a été observée dans les conditions naturelles : c'est ainsi que nous avons observé des filaments dressés atteignant jusqu'à 7 ou 8 mm. de long, tandis que, dans la nature, d'après Hildebrand, les filaments qui forment une sorte de velours sur l'écorce des arbres ont généralement moins de 1 mm. de hauteur. Ces différences peuvent être dues évidemment aux conditions artificielles créées par la culture au laboratoire sur un milieu nutritif.

La forme et la disposition des sporanges représentent sans doute les détails les plus caractéristiques du *T. lageniferum*, mais il est à remarquer que dans nos cultures les sporanges ne montraient pas toujours la forme régulière en bouteille telle que l'a décrite Hildebrand, mais des dispositions variées dont les figures de la Pl. II donnent une idée. Nous avons décrit les spores formées comme des zoospores asexuées, comme l'avait fait d'ailleurs Hildebrand, mais il est bon de noter que le type de sporange qui les produit est décrit aujourd'hui comme un gamétange et, dans cette même espèce, on a trouvé, bien qu'assez rarement, de véritables zoosporanges globuleux et à l'extrémité de pédicelles en crochets. Il est donc probable que les éléments que nous avons décrits comme des zoospores sont en réalité des gamètes et que les cas de germination observés correspondent plutôt au développement de gamètes parthénogénétiques.

Il nous reste à dire quelques mots des échantillons du *Trentepohlia lageniferum* que nous avons pu examiner, pour comparaison, dans les *Algae exsiccatae* de Wittrock et Nordstedt sous les Nos 410, 920, 1065 et 1420, dans le *Phytotheca americ. bor.* sous le No 1470. Le No 410 *b* de l'exsiccata Wittrock, recueilli sur un morceau d'écorce dans une serre, nous a montré des filaments avec cellules généralement renflées, mais sans régularité, tandis qu'à la base les cellules sont assez courtes et bien plus renflées. Par la taille des filaments et leur apparence générale il n'y a pas impossibilité d'une assimilation entre cet échantillon et notre algue, mais l'exemplaire de l'exsiccata est incomparablement moins développé. Le No 920 renferme des fragments de feuilles recueillies dans une serre de Prague et, qui devaient être recouvertes par un enduit du *Trentepohlia lageniferum*, mais nous n'avons pas pu y reconnaître de fragments reconnaissables d'un

Trentepohlia et il en a été de même pour le N° 1420 consistant en de menus morceaux de bambous sur lesquels devaient être développés le *Chroolepus lageniferum* Hild. et le *Chr. effusum* (Kremp.). Par contre le N° 1065, sous le nom de *Trentepohlia procumbens* de Wild. et provenant de l'écorce d'un palmier au Brésil, nous a semblé appartenir à une espèce différente du *Tr. lageniferum* par suite surtout de l'épaisseur de ses membranes. Quant au N° 1470 du *Phytotheca* il consistait dans un fragment étalé sur mica sur lequel nous n'avons pas pu observer les sporanges caractéristiques.

En résumé nous avons observé et cultivé une algue qui peut être rapportée, bien qu'avec un point de doute, au *Trentepohlia lageniferum* Hildebrand. Les caractères qui en font un Trentepohlia sont :

1° l'habitat qui doit être plus ou moins aérien, puisqu'elle a été observée en culture à partir d'un semis de spores de Fougères et qu'elle se développe en grande partie dans l'air sur milieu solidifié de Knop ;

2° la constitution cellulaire (cellule à un seul noyau, à nombreux chloroplastes sans pyrénoïdes et sans amidon) ;

3° le développement du carotène et de l'hématochrome ;

4° les zoospores (ou gamètes) biciliés ;

5° les sporanges provenant d'une modification importante d'une cellule terminale ou intercalaire.

Les différences résident dans les caractères suivants :

1° la minceur de la membrane ;

2° une seule sorte d'organes reproducteurs connus ;

3° filaments horizontaux et filaments dressés également développés.

BIBLIOGRAPHIE

HILDEBRAND. — Ueber ein *Chroolepus* mit Zoosporenbildung. *Bot. Zeit.*, 1861, **19**, 81.

MEYER (K. I.). — Contribution à la connaissance du genre *Trentepohlia* Mart. V. *Trentepohlia lagenifera* (Hild.) Wille. *J. Bot. U. R. S. S.*, 1945, **30**, 51-8.

PRINTZ (H.). — Vorarbeiten zu einer Monographie der Trentepohliaceen. *Nytt Mag. f. Naturvid*, 1939, **80**, 137-210.

PLANCHE III

Fig. A. — Schéma de la ramification des branches dressées du *Trentepohlia lageniferum* Hild. ; B, filament fertile non ramifié portant quatre sporanges ; C, D, rameaux fertiles portant des sporanges terminaux ou intercalaires ; E, branche fertile, × 250 ; F, ramule portant deux sporanges, × 600 ; G, cellule observée *in vivo*, × 1.800 ; H, deux cellules, *in vivo*, montrant des globules d'huiles, × 1.500 ; I, cellule riche en carotène, × 1.800 ; J, cellule traitée par l'eau iodo-iodurée montrant le noyau et une masse huileuse irrégulière ; K, cellule traitée par l'acide osmique montrant des globules d'huile noircis ; L, deux cellules, *in vivo*, montrant de gros globules d'huile et des chloroplastes en ruban, × 1.500 ; M, portion d'une branche fertile montrant un sporange bossu, × 600.

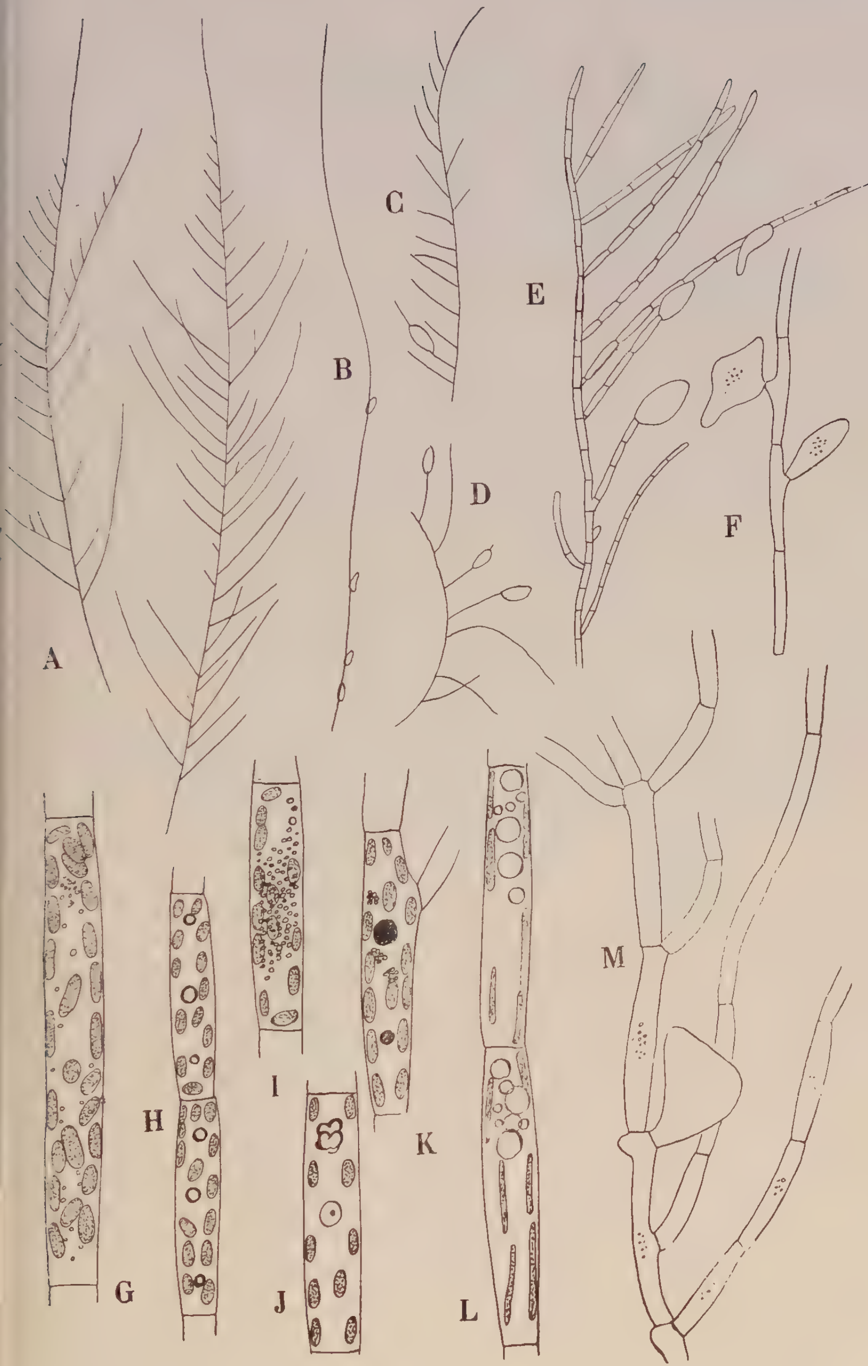
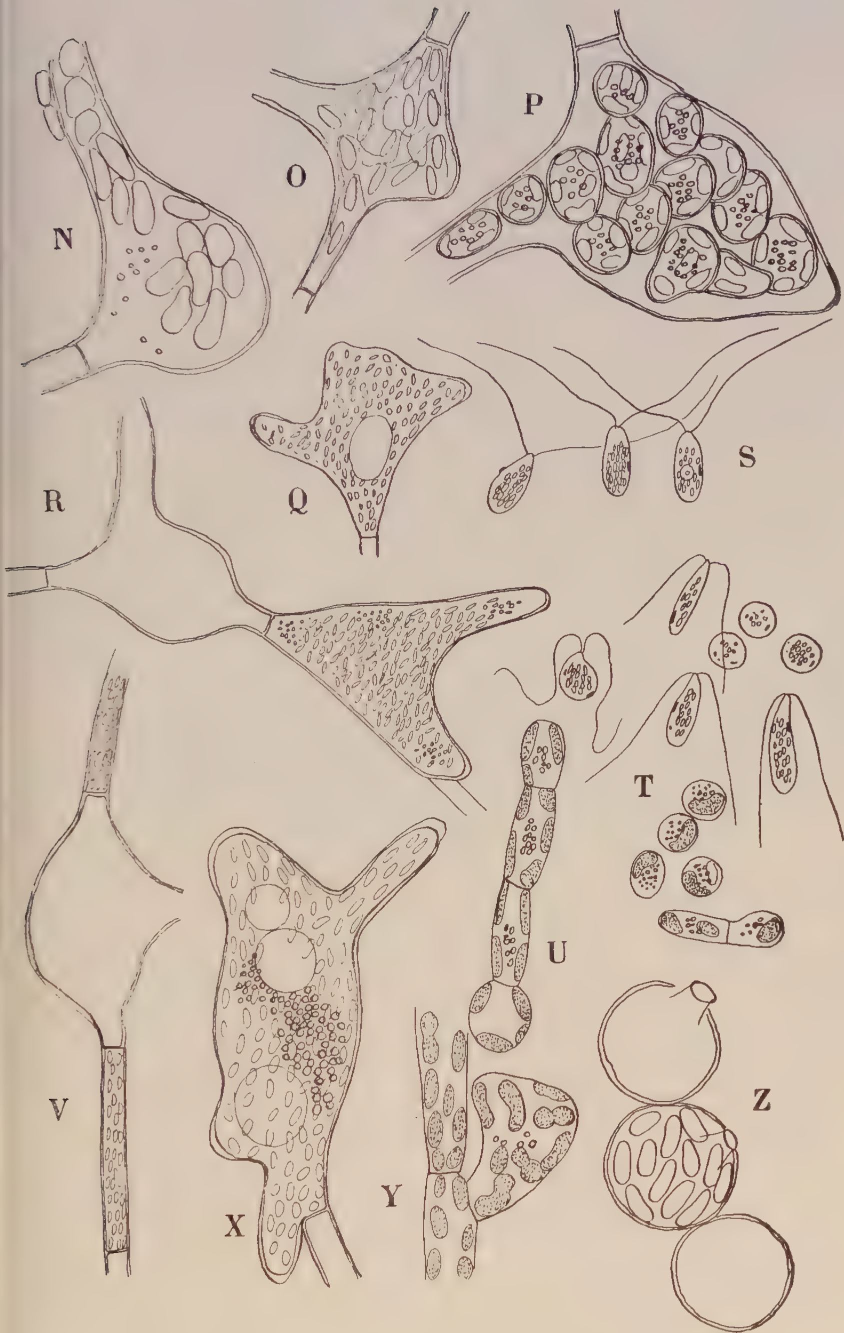

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M

PLANCHE IV

Fig. N. — Sporange au moment de la sortie des zoospores, × 1.500 ; O, sporange ouvert avec des zoospores qui s'agitent à l'intérieur, × 1.000 ; P, sporange ouvert dans lequel un certain nombre de zoospores ont germé, × 1.500 ; Q, sporange terminal très irrégulier, × 1.000 ; R, deux sporanges intercalaires situés côte à côte et dont l'un est ouvert, × 1.000; S, zoospores observées *in vivo* ou après action de l'acide osmique, × 1.500 ; T, zoospores, *in vivo*, arrondies et fixées, ou commençant à germer, × 1.500 ; U, jeune plantule provenant de la germination d'une zoospore, × 1.500 ; V, sporange intercalaire vidé de son contenu, × 1.000 ; X, sporange très irrégulier, avant la déhiscence, renfermant plusieurs grandes vacuoles et des grains de carotène, × 1.500 ; Y, très jeune sporange, × 1.500 ; Z, série de sporanges globuleux disposés en chaînette, × 1.500.


N
O
P
Q
R
S
T
U
V
X
Y
Z

Sur un *Polysiphonia* d'eau douce récolté au Gabon (*P. Letestui* nov. sp.)

par Pierre DANGEARD

Cette note aurait dû voir le jour sous la signature de M. l'abbé P. Frémy de Saint-Lô et la nôtre : peu de temps en effet avant sa mort dans le bombardement de Saint-Lô, le regretté algologue normand nous avait communiqué des échantillons d'un *Polysiphonia* recueilli en eau douce au Gabon par M. Le Testu et qu'il nous demandait d'examiner. A la suite de cette étude il avait été décidé que nous publierions une note en collaboration sur cette Algue apparemment nouvelle et que nous la nommerions *P. Letestui* en l'honneur de celui qui l'avait découverte et récoltée. A la fin du mois de mai dernier, estimant que l'abbé Frémy était le mieux placé pour rédiger la note envisagée, nous lui avions envoyé les quelques documents que nous possédions (renseignements bibliographiques, dessins, opinions personnelles). Peu après, les relations furent coupées avec la région normande et l'on sait aujourd'hui, d'après les renseignements qu'a bien voulu me fournir mon collègue, M. F. Moreau, de la Faculté des Sciences de Caen et M. Roger Meslin, Chef de travaux, que sans doute toutes les collections, notes et documents de l'abbé Frémy ont été détruits au cours des bombardements. C'est dans ces conditions et après avoir utilisé les matériaux bien incomplets restés en notre possession que nous nous décidons à faire paraître la présente étude sur le *Polysiphonia Letestui*. Nous croyons ainsi remplir les vœux de celui qui était pour nous un correspondant et un ami précieux et dont la Science déplore vivement la perte dans de tragiques événements.

On sait que le genre *Polysiphonia* appartient à la famille des Rhodomélacées de l'ordre des Céramiales et que c'est un genre très riche en espèces : d'après Schmitz et Falkenberg (in Engler et Prantl, Natürl. Pfl. famil., 1900) on y compterait beaucoup

plus de 150 espèces toutes marines. Dans la même famille que les *Polysiphonia* et assez voisin de ce dernier genre, les *Bostrychia* renferment des espèces vivant dans les eaux saumâtres ou bien accrochées aux plantes terrestres à un niveau élevé où elles sont baignées seulement à la période des fortes marées. Il est à noter que plusieurs espèces de *Bostrychia* vivent complètement dans l'eau douce et assez loin de la mer : c'est ainsi que MONTAGNE (1850) a cité trois espèces de ce genre ayant ce mode de vie à la Guyane. Dans ce même travail, MONTAGNE signale, vivant à l'embouchure des fleuves et dans une région baignée alternativement par l'eau douce et par la mer, deux *Polysiphonia* : le *P. subtilissima* Mont. et le *P. spinescens* Mont. (cette dernière indiquée comme nouvelle et accompagnée d'une description).

En dehors de ces indications données par MONTAGNE sur la possibilité de vie de quelques *Polysiphonia* dans un milieu saumâtre, fait reconnu également pour certaines espèces indigènes, nous constatons que ce genre est considéré très généralement, et à juste titre, comme exclusivement marin. En effet, dans une revue récente sur les Rhodophycées d'eau douce, D. SKUJA (1938) ne cite que les six genres suivants ayant des représentants dans la flore d'eau douce : *Hildenbrandia*, *Catenella*, *Ballia*, *Ceramium*, *Bostrychia* et *Caloglossa*. La découverte d'un *Polysiphonia* authentique vivant en eau douce et loin de la mer au Gabon présente donc un intérêt certain. L'attribution au genre *Polysohonia* ne semble pas douteuse, comme le simple examen des figures que nous en donnons permet de l'établir ; cependant il est à remarquer que tous les échantillons récoltés au Gabon étaient stériles, comme le sont d'ailleurs très généralement les Floridées rencontrées en eau douce et qui semblent avoir perdu leur faculté de se reproduire autrement que par voie végétative.

Les échantillons de *Polysiphonia Letestui* qui nous ont été communiqués par l'abbé FRÉMY forment de petites touffes de filaments très intriqués qui peuvent avoir deux ou trois centimètres de hauteur tout au plus; leur couleur sur le sec est d'un brun foncé, presque noire ; la ramification, irrégulière, consiste dans un axe principal pseudodichotome portant latéralement des rameaux courts, simples ou rameux, parfois incurvés, disposés alternativement (fig. 1). L'angle des branches de l'axe principal est souvent très obtus, ce qui donne à la ramification un caractère divariqué. L'espèce possède cinq siphons (fig. 2) et d'autre part elle est

dépourvue de ces sortes de rameaux courts rappelant des poils rameux et qu'on appelle des *trichoblastes*. On sait que ces organes assez caractéristiques des *Polysiphonia*, sont rares chez certaines espèces et très développés dans d'autres. L'espèce est dépourvue de cortication et les cellules péricentrales (siphons) sont courtes



Fig. 1. — *Polysiphonia Letestui* : aspect d'ensemble de la ramification × 10.

(1 f. 1/2 plus longues que larges environ) et droites. Le diamètre des branches principales varie entre 100 et 250 μ. Il y a peu de caractères vraiment distinctifs, comme l'on voit, à tirer de cette connaissance de l'appareil végétatif et nous ne pouvons guère nous risquer à établir un rapprochement valable entre le *Polysiphonia Letestui* et une autre espèce déjà décrite. Cependant étant donné l'habitat très particulier de ce *Polysiphonia*, il paraît justifié d'en faire une espèce nouvelle.

D'autres documents nous semblaient également nécessaires pour discuter de la distribution géographique de cette espèce, du lieu précis de sa découverte, de son extension le long des fleuves du Gabon et nous pouvions craindre de ne pas les retrouver. Par bonheur nous avons trouvé dans M. Roger Meslin de Caen, ami et compatriote de M. l'abbé Frémy, une aide précieuse et il résulte des renseignements que nous avons reçus de lui que le *Polysiphonia Letestui* est cité dans de nombreuses localités de

l'Afrique équatoriale française, où il accompagne les Myxophycées décrites par l'abbé Frémy dans son ouvrage magistral sur notre belle colonie africaine. Nous allons nous borner à transcrire ici ces données, en même temps que les renseignements donnés par M. Le Testu.

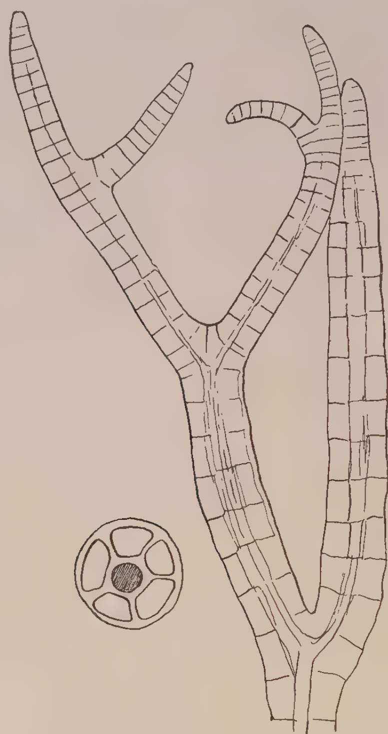


Fig. 2. — *Polysiphonia Letestui* : extrémité d'une branche et coupe transversale d'un rameau × 70.

I. — Renseignements donnés par le collecteur :

1° Filaments rouge-brun ; assez rigides, formant un gazon continu, sur une surface de un à deux mètres carrés, sur les rochers (granite), dans la chute de la rivière Moutouvi, sous-affluent de l'Onoy, au village Maghounga, 7 juin 1926.

2° Une touffe isolée, sur une vieille souche de raphia immergée dans le ruisseau Ecwa, affluent de l'Ogoulou ; à proximité du village de Noumbo, 14 juillet 1926.

II. — Autres localités citées par l'abbé P. Frémy dans ses *Myxophycées de l'Afrique Equatoriale française* :

a) Environs de Gnyoungou, sur des rochers au bord de la chute de la Bemba, affluent de l'Ocobi, 1er sept. 1926. Avec *Aphanocapsa Grevillei*, etc., cf. p. 25, 1° ;

b) Près de Maghounga, cascade de la Moutouvi, sous-affluent de la Ngounyé par l'Evouva, l'Onoy et l'Ogoulou, sur des pierres dans la rivière, au bas de la chute, 12 mars 1927. Avec *Oncobyrsa rivularis*, etc. cf. p. 59, 2° (même station que le 1er ci-dessus).

c) Près de Mitingo, dans la Dicyengué, affluent de l'Ogoulou, sur un morceau de latérite, 5 novembre 1926. Avec *Dermocarpa plectonematis*, etc. cf. p. 68.

d) Près du village de Moucouna, au gué de l'Oumina, affluent de l'Ogoulou par l'Onoy, sur des rochers au bord de l'eau, 29 août 1926. Avec *Chamaesiphon curvatus*, cf. p. 70, 3°.

e) Outembo, sur des bois et des cailloux immergés dans la Diganga, tributaire de la Ngounyé par la Wano, 15 juillet 1927, avec *Chamaesiphon incrustans*, etc., cf. p. 75, 16°.

f) Sur les pierres dans la rivière Obi, affluent de l'Ocobi, près de Tsango, 2 septembre 1926. Avec *Phormidium Retsii* et *Plectonema Wollei*, cf., p. 153, 6°.

g) « Cascade aux Jaspes » de l'Ocobi, près de Gnyoungou, 31 août 1926. Avec *Plectonema Wollei fa. Typica*, etc., cf. p. 169, 7°, *b*.

h) Cascade de la Moutouvi, près de Maghounga : près de la cascade sur des rochers exposés aux embruns, avril 1927. Avec *Scytonema stuposum*, cf. p. 306, 12° (même station que le 1° ci-dessus).

Lyngbya polysiphoniae Frémy a été trouvé comme épiphyte sur le *Polysiphonia* dans la localité *d*, avec *Chamaesiphon curvatus*, etc. Cf. p. 70, 3e §, p. 194.

La présence dans l'eau douce et loin de la mer d'une espèce d'Algue appartenant à un genre dont tous les autres représentants sont marins pose un problème dont la solution n'est pas facile à trouver.

Les Algues rouges qui ont pénétré le long des cours d'eaux plus

ou moins profondément à l'intérieur des terres ont rarement dépassé une cinquantaine de kilomètres en amont de l'embouchure, mais parfois elles ont atteint une altitude de 4 à 500 mètres dans les régions montagneuses. Leur origine est prouvée, non seulement par le fait qu'elles se rattachent à des genres vivant normalement sur le littoral dans des stations d'eaux saumâtres, mais encore au fait que dans leur progression sur le continent, elles ont laissé des traces de leur cheminement tout le long de leur parcours.

Une autre origine que l'immigration peut encore être invoquée pour expliquer la présence dans l'eau douce de certaines Floridées : certaines côtes ont subi des exhaussements au cours d'une période géologique récente et certaines lagunes ont pu ainsi se trouver isolées de la mer et transformées en lacs d'eau douce progressivement. L'algue d'eau douce *Hildenbrandia rivularis* semble avoir une telle origine, cependant cette algue possède une distribution géographique très étendue et l'on signale sa présence parfois à un millier de kilomètres de la côte la plus proche. Il s'agit probablement d'une relique très ancienne, antérieure au moins au tertiaire.

Skuja cite enfin une autre provenance possible pour les Algues rouges secondairement adaptées à l'eau douce et qui serait le transport par certains animaux migrateurs, mais aucun fait connu ne vient jusqu'ici appuyer cette hypothèse.

A propos des Floridées adaptées à l'eau douce et qui, suivant toute vraisemblance, ont pénétré sur le continent le long des fleuves et à partir de leur embouchure, il convient peut-être de citer certaines Algues vertes d'origine marine ou submarine et qui semblent avoir suivi le même chemin que les précédentes en se répandant sur les berges des fleuves et des rivières parfois fort loin à l'intérieur des terres. C'est ainsi qu'une espèce de *Vaucheria* de la section des Piloboloïdées, dont les plus proches représentants sont marins ou d'eaux saumâtres, le *V. sphaerospora* Nordstedt semble bien être une de ces émigrantes ayant remonté les cours d'eau et s'étant établie d'une manière probablement assez récente en eau douce. Nous avons observé cette espèce dans la Seine, à Paris, où elle colonise les berges formant un niveau presque ininterrompu, là où les circonstances lui sont favorables et il semble probable, étant donné ce mode de vie, qu'on la trouverait sur tout le trajet compris entre Paris et

l'embouchure de la Seine. La même espèce vit à Bordeaux sur les quais de la Garonne et dans un petit affluent à Gradignan.

La remontée d'une espèce le long d'un fleuve semble *a priori* curieuse et l'on s'attendrait plutôt à ce qu'une espèce d'eau douce se répande en sens inverse et en suivant le courant. Qu'il en ait été ainsi, dans certains cas, c'est ce dont on ne saurait douter et par exemple l'*Hydrurus fœtidus* des torrents de montagne paraît bien avoir gagné la plaine dans certaines régions, comme à Lyon, où il a été parfois observé, mais dans le cas du *Vaucheria sphaerospora*, comme dans celui des Floridées déjà citées, il n'est pas douteux que l'émigration s'est faite vers l'amont et sans doute a-t-elle dû être assez lente, car elle a dû se faire de proche en proche et en utilisant surtout des procédés de fragmentation ou de multiplication végétative. L'étude de la répartition géographique des Algues et de leurs mouvements de la mer vers l'eau douce pose donc de nombreux problèmes : l'un des plus intéressants serait celui des modifications qu'ont pu subir les espèces en passant d'un milieu à un autre. Dans le cas de la *Vaucheria sphaerospora*, l'adaptation au milieu d'eau douce serait sans doute récente, car il n'existe pas de différences bien appréciables entre les formes de cette espèce trouvées dans le milieu marin ou saumâtre et celles rencontrées dans l'eau douce : sans doute le changement d'habitat est-il relativement récent. Pour en revenir au *Polysiphonia Letestui* la présence de cette algue à plus de 500 km. de la mer et le long d'un fleuve coupé de nombreuses chutes d'eau semble particulièrement difficile à expliquer. C'est pourquoi l'abbé Frémy nous avait écrit qu'il lui semblait improbable que le *Polysiphonia* soit remonté de la mer jusque là. Il n'est pas douteux qu'une plus ample connaissance de cette espèce et de sa répartition serait nécessaire pour arriver à formuler les suppositions les plus vraisemblables (1).

(1) Il y avait, avec le *Polysiphonia Letestui*, une autre Floridée voisine des *Ptilota*, mais dont l'échantillon a été malheureusement perdu (P. Frémy, *in litt.*).

BIBLIOGRAPHIE

DANGEARD (P.). — Le genre *Vaucheria* spécialement dans la région du Sud-Ouest de la France. *Le Botaniste*, 1939, **29**, 183.

FRÉMY (P.). — Les Myxophycées de l'Afrique équatoriale française. *Arch. de Bot.*, 1929, **3**, 507 p., 1 carte.

KARSTEN (G.). — *Delesseria* (*Caloglossa* Harv.) *amboinensis* Eine neue süsswasser-Floridee. *Bot. Zeit.*, 1891, 49, 265.

MONTAGNE (C.). — *Cryptogamia guyanensis. Ann. Sc. Nat., III Bot.*, 1850, **14**, 283-309.

SKUJA (H.). — Comments on fresh-water *Rhodophyceae. The Bot. Rev.*, 1938, **4**, 665-676.

Notes biologiques et cytologiques sur un Myxomycète (*Didymium clavus*)

par Pierre DANGEARD

La biologie des Myxomycètes est encore imparfaitement connue : c'est ainsi que les avis diffèrent toujours, au sujet du cycle évolutif de ces organismes et de la place qu'il convient d'attribuer, dans ce cycle, à la cytogamie, à la caryogamie, enfin à la réduction chromatique. La cytologie n'est pas beaucoup mieux éclaircie chez les Myxomycètes soit qu'il s'agisse des noyaux, soit qu'il s'agisse des mitochondries ou des vacuoles du protoplasme. Pour ces raisons nous avons, depuis longtemps, entretenu des cultures au laboratoire d'une espèce assez commune rencontrée à l'origine sur des débris végétaux et que nous rapportons au *Didymium clavus*. Cette espèce se cultive facilement sur un milieu solide constitué par la solution de Barnes (1) additionnée de gélose ; ce milieu cependant est insuffisant par lui-même et le Myxomycète ne s'y développe qu'à la condition d'être accompagné de Bactéries qu'il ingère et dont il se nourrit. Nos cultures n'étaient donc pas aseptiques mais elles permettaient d'entretenir un plasmode pendant un certain temps, puis d'obtenir une abondante formation de sporanges.

Notre recherche a porté sur plusieurs points dont l'étude nous paraissait intéressante comme la présence ou non d'un vacuome et d'un chondriome chez le *Didymium*. Nous avons aussi dirigé notre attention sur les noyaux du plasmode, surtout dans la période qui précède la sporulation. On sait en effet que, pour certains auteurs, c'est à ce moment du cycle que se placerait la réduction chromatique.

Quelques observations ont été faites sur le développement des plasmodes en culture. Dans les conditions où nous les faisions il arrivait fréquemment de voir les plasmodes succomber à l'envahissement des Bactéries ; dans ce cas les plasmodes prenaient une teinte jaune et formaient des amas dépourvus de motilité ;

une fois fixés ces amas se montraient infestés de bactéries dont les unes étaient isolées dans le cytoplasme du plasmode et les autres disposées en amas à l'intérieur de vacuoles digestives ; dans certaines parties du plasdome, celui-ci tend à se résoudre en glomérules entourés d'une fine membrane et contenant un ou plusieurs noyaux. Si l'état d'envahissement par les bactéries est encore plus marqué, tout le plasmode peut se résoudre en cellules arrondies ou ovales ayant chacune un noyau : ces cellules arrondies sont réparties en grand nombre dans la gelée bactérienne et elles peuvent être tantôt arrondies, tantôt à l'état de myxamibes formant des pseudopodes. Le noyau se voit nettement *in vivo* dans ces cellules. Les cellules rondes et les myxamibes placées au contact de l'eau se transforment rapidement en formes flagellées. Dans certains cas nous avons observé qu'un Champignon pouvait former autour des myxamibes des pelotons enchevêtrés, les parasiter et les détruire : c'est là un exemple net de prédatisme chez un Mycète, que nous n'avons pas eu malheureusement l'occasion d'étudier plus longuement.

Lorsqu'on suit le processus de l'envahissement des plasmodes par les bactéries on doit admettre que tout se passe, comme si, sous l'influence de la prolifération bactérienne, le plasmode se fragmentait peu à peu en myxamibes dont chacune emporte avec elle un noyau : c'est une sorte de moyen de défense. On trouve en effet, au début de ce phénomène, une région du plasmode avec de nombreux amas bactériens et quelques noyaux de place en place dans un protoplasme homogène ou presque homogène. Ailleurs, là où la contamination est plus avancée, on ne trouve plus de noyaux libres, mais seulement des bactéries et des cellules arrondies ayant une membrane nette. Dans les régions où les cellules sont abondantes et où les bactéries se multiplient dans une gelée, on assiste finalement à l'enkystement de ces cellules du plasmode qui s'entourent d'une membrane épaisse et incolore. Elles sont devenues des sortes de kystes uninucléés.

Finalement nous arrivons à la conclusion qu'un plasmode peut héberger des bactéries, mais que celles-ci, dans certaines conditions, ne sont plus digérées ; à la suite d'un développement massif elles envahissent le plasmode et le réduisent à des îlots séparés d'abord plurinucléés, puis uninucléés. Le plasmode tout entier se résoud en cellules arrondies à un seul noyau entourées

d'une membrane assez épaisse : ce sont des kystes. Des kystes sortent facilement des myxamibes et celles-ci produisent dans l'eau, rapidement, des cellules flagellées. Comme nous n'avons trouvé aucune indication dans les ouvrages de Lister, Jahn, Pinoy, d'une formation de kystes unicellulaires aux dépens d'un plasmode nous nous sommes demandé si les kystes et les autres cellules arrondies qui abondent dans les plasmodes envahis par les bactéries, ne proviendraient pas de spores ayant germé et qui se multiplieraient ensuite à l'état de myxamibes. Rien cependant ne paraît étayer une pareille hypothèse et nous la jugeons invraisemblable. En tout cas un fait nous paraît certain c'est que les plasmodes de *Didymium*, dans certaines circonstances, n'arrivent pas à consommer toutes les bactéries qui sont à leur disposition, mais que celles-ci pullulent au contraire et arrivent à supplanter le Myxomycète le réduisant à passer à l'état de vie ralentie. Si les bactéries sont utiles, comme l'on sait, au développement des Myxomycètes (et peut-être même nécessaires) il n'en est pas moins vrai qu'elles peuvent aussi, par leur développement exagéré, devenir nuisibles.

Dans un plasmode bien vivant, actif, formant un réseau très mobile, on ne voit, dans le protoplasme, que des amas bactériens en voie de digestion au sein de vacuoles et il ne semble pas exister de bactéries libres sauf en surface et contre la paroi des plasmodes. Il est donc permis de penser que les bactéries ne vivent pas en symbiose avec le *Didymium*, mais qu'elles constituent un aliment dont le plasmode pourrait sans doute se passer si on arrivait à lui fournir une nourriture équivalente sous une forme appropriée.

Quelques observations que nous avons faites permettent de penser : 1° qu'un plasmode de *Didymium* ne peut pas se nourrir en corrodant et en absorbant des parcelles d'agar nutritif de la surface du milieu : 2° qu'il est possible d'obtenir des fragments de plasmode apparemment dépourvus de bactéries, mais qui ne tardent pas à mourir à la surface de l'agar nutritif si on ne les alimente pas.

On sait depuis les travaux de Pinoy (1907) que le contenu des sporanges des Myxomycètes Endosporés est contaminé par de nombreuses bactéries : aussi n'a-t-il pas été possible à cet auteur d'obtenir des spores dépourvues de bactéries en prélevant, avec une aiguille flambée, et dans des conditions d'asepsie parfaite,

un peu du contenu sporangial de divers Myxogastres. Etant donné l'échec de cette méthode, nous avons essayé de procéder autrement.

En 1936 nous avions isolé une portion de plasmode en apparence dépourvue de bactéries et nous l'avions portée sur un milieu de Barnes peptonisé dans un flacon Erlenmeyer ; or ce plasmode se développa, donna un réseau de bonne apparence et tout d'abord il n'était pas possible de distinguer d'amas bactériens. Peu après cependant, il était facile de constater que la trace laissée sur l'agar par le plasmode en déplacement était envahie par des bactéries et quelques jours après, l'emplacement occupé précédemment par le plasmode était devenu un réseau glaireux bactérien. Nous avons continué l'expérience en transportant une partie du front d'avancée du plasmode dans un autre flacon Erlenmeyer. Le petit plasmode en provenant s'est aussitôt déplacé sur l'agar avec rapidité (ce qui indiquait sans doute qu'il était en quête de nourriture). Cette fois encore la piste abandonnée par le plasmode fournissait un développement bactérien, mais ce développement était moins rapide que précédemment et les colonies bactériennes se formaient d'abord en autant de points séparés les uns des autres, ce qui montrait que le plasmode n'avait abandonné en se déplaçant que des bactéries isolées et relativement peu nombreuses. On peut donc penser qu'un plasmode actif, bien vivant, tend à se débarrasser complètement des bactéries. L'expérience a été continuée et nous avons fini par obtenir un petit plasmode dépourvu totalement de bactéries. Ce plasmode n'a pas tardé à mourir sur le milieu où nous l'avions transporté, sans s'accroître ; d'autre part sa piste était dépourvue de bactéries.

Nous pouvons donc dire que nous avons réussi à isoler un plasmode dépourvu sans doute de bactéries, mais que ce plasmode, faute d'une nourriture appropriée, est mort d'inanition au bout de peu de temps.

Nous avons repris ces expériences quelques années plus tard, en 1940, sur le même Myxomycète et nous avons constaté qu'avec les plasmodes dépourvus de bactéries les pistes laissées sur l'agar nutritif demeuraient à peu près invisibles : c'est seulement en observant par réflexion et à la lumière la surface de l'agar qu'il était possible de reconnaître de faibles traces marquées sur la gélose sur l'ancien parcours du plasmode. Les pistes anciennes

n'ayant pas donné lieu à un développement bactérien ont été examinées au microscope : nous n'y avons trouvé aucune bactérie reconnaissable ; les pistes étaient bordées de petits amas amorphes, sans bactéries et qui semblaient constitués par des déchets (*excreta*).

Le vacuome

Nous allons exposer maintenant les résultats que nous a donné l'étude du plasmode coloré vitalement au moyen du rouge neutre. Pour faire commodément ces observations vitales nous avons procédé de la façon suivante : en plaçant un peu d'eau sur une lame de verre porte-objet au voisinage d'une culture de *Didymium*, le plasmode de ce dernier, attiré par l'humidité ne tarde pas à s'étaler sur cette lame en un très fin réseau qu'il est facile ensuite d'examiner au microscope dans les meilleures conditions. Il est préférable, pour un grand nombre d'observations, d'éviter de se servir de lamelle couvre-objet, ce qui permet encore l'emploi de grossissements assez forts étant donné le large étalement du plasmode (un grossissement de 400 fois est utilisable). En dissolvant dans le liquide où vit le plasmode un peu de rouge neutre, on obtient alors d'excellentes colorations vitales qui ne troublent en rien la cyclose protoplasmique. Or il nous a semblé que le rouge neutre colorait vitalement deux sortes de vacuoles : les unes, relativement grosses, renferment des inclusions fortement colorées qui pourraient correspondre à des précipités, mais qui semblent plutôt, étant donné leur variété d'aspect, constituées par des résidus alimentaires ; ces vacuoles à inclusions (dont seuls les matériaux inclus fixent de rouge neutre) correspondent certainement à des vacuoles d'origine exogène, c'est-à-dire à des vacuoles alimentaires ; elles sont entraînées plus ou moins rapidement dans le mouvement d'allure torrentielle qui, tantôt dans un sens, tantôt dans un autre, charrie les éléments figurés du protoplasme (fig. *j-k*, Pl. V).

Il existe encore d'autres vacuoles colorées en rouge par le rouge neutre et qui sont entièrement homogènes, sans inclusions. Leur taille est en général beaucoup plus réduite que celle des vacuoles à inclusions et certaines d'entre elles mériteraient plutôt le nom de grains vacuolaires que de vacuoles proprement dites ; cependant nous croyons pouvoir affirmer que les plus

petites d'entre elles ne sont pas des précipités nés dans une vacuole plus grande, mais de petites sphérules vacuolaires colorées *in situ*. Ces éléments vacuolaires, colorables vitalement, se rencontrent non seulement au milieu des veines du plasmode, là où se fait la circulation active, mais encore dans l'ectoplasme qui ne participe pas au mouvement torrentiel ; les vacuoles de cette région sont semblables à celles de l'endoplasme, ou un peu plus grosses et elles montrent, les unes par rapport aux autres de lents déplacements. Le plasmode, coloré vitalement, prend une teinte d'ensemble rose, quand on l'observe au faible grossissement, mais, autrement, le cytoplasme lui-même ne semble pas être coloré ou très peu. Il est à remarquer qu'un certain nombre d'inclusions, au lieu d'être situées dans des vacuoles ou d'être entourées d'une auréole claire, apparaissent isolées au sein du protoplasma lui-même. En prenant certaines précautions et en couvrant d'une lamelle extra-mince, nous avons pu observer également le résultat d'une coloration vitale dans le plasmode vivant avec l'emploi des objectifs forts et ainsi nous avons pu contrôler les observations des diverses vacuoles qui fixent le rouge neutre.

Au sujet des diverses sortes de vacuoles rencontrées dans le plasmode de *Didymium clavus* il ne semble pas possible, au premier abord, de faire une distinction absolue entre les vacuoles à inclusions qui sont visiblement des vacuoles alimentaires et les autres vacuoles qui n'ont aucune relation apparente avec des *ingesta*. Cependant il faut noter que les inclusions fixent le rouge neutre par adsorption du colorant à leur surface au sein de vacuoles incolores ; ces inclusions d'autre part sont préformées et elles peuvent être vues sans emploi du rouge neutre : il ne s'agit donc pas de corpuscules précipités dans une vacuole comme le sont les endochromidies. Ces vacuoles à inclusions semblent donc bien différentes des vacuoles du vacuome et rien ne prouve qu'après digestion des *ingesta* elles puissent subsister. On peut penser au contraire qu'après dissolution complète ou incomplète des corps envacuolés, elles disparaissent en venant peut-être crever à la surface après s'être sans doute incorporées à de plus grandes vacuoles telles que celles qu'on observe parfois au-dessous de la cuticule, dans l'ectoplasme. Les petites vacuoles homogènes, se colorant dans leur totalité par le rouge neutre, et dont le diamètre n'excède pas très souvent 1 μ ne paraissent pas, par-

contre, pouvoir être rattachées ni de près, ni de loin, aux vacuoles alimentaires : nous pensons qu'elles doivent correspondre à des vacuoles autonomes, soit endogènes, soit se multipliant par division d'éléments préexistants et qu'ainsi elles se rattachent au vacuome des cellules végétales.

Cette opinion que nous venons d'énoncer au sujet des vacuoles du *Didymium clavus*, si elle confirme un certain nombre de données obtenues dans des travaux précédents, n'est pas cependant en accord avec les conclusions des recherches de quelques auteurs : en effet il a été soutenu à différentes reprises que les vacuoles des Myxomycètes étaient toutes de même nature (MANGENOT, 1934 ; M[lle] DALIEUX, 1939), c'est-à-dire qu'aucune distinction n'était possible chez ces organismes entre des vacuoles digestives et des vacuoles non digestives. MANGENOT qui a étudié longuement la question des vacuoles chez un *Fuligo* arrive à ce résultat que « les recherches les plus munitieuses n'ont permis, à aucun moment, de découvrir, dans ce plasmode ou dans d'autres, traités d'une manière comparable, des inclusions pouvant être sûrement interprétées comme des vacuoles indépendantes des *ingesta* ». Ce savant ne semble pas avoir observé de petites vacuoles homogènes, mais seulement « certaines boules très petites contenant, en leur centre, un grumeau granuleux » et qui ressemblent beaucoup, dit-il, à des vacuoles avec précipités ; mais comme, d'après lui, tous les intermédiaires existent entre elles et les vacuoles digestives les plus évidentes, rien ne permet, par conséquent, de les considérer comme étant de nature différente. MANGENOT, d'autre part, a cherché à priver des plasmodes de leurs vacuoles alimentaires au moyen d'un jeûne plus ou moins prolongé : en effet, puisque les vacuoles alimentaires sont destinées à s'éliminer progressivement par rejet à l'extérieur avec les *excreta*, il semble qu'un plasmode, privé de nourriture, ne devrait plus renfermer de vacuoles d'aucune sorte. Or il en serait bien ainsi et lorsque néanmoins des vacuoles subsistent, celles-ci correspondraient, d'après l'auteur, à des plasmodes incomplètement débarrassés par le jeûne et contenant encore quelques *ingesta*. MANGENOT reconnaît d'ailleurs que de tels éléments vacuolaires, « visibles, d'ailleurs dans des plasmodes normaux, ressemblent beaucoup à des vacuoles typiques de Champignons ou de végétaux verts », mais, ajoute-t-il, « il est impossible de prouver qu'elles n'ont pas une origine alimentaire ».

Dans ses conclusions générales, enfin, le même auteur revient sur cette impossibilité qu'il y aurait, d'après lui, à démontrer la présence, dans les plasmodes, de vacuoles n'ayant pas une origine alimentaire et il se montre disposé à admettre « que les seules vacuoles des plasmodes de *Fuligo* sont des vacuoles néoformées autour des *ingesta*, à mesure que ceux-ci pénètrent dans le cytoplasme ».

Quelques années plus tard M[lle] Dalleux, élève de Mangenot, à la suite d'une étude détaillée des plasmodes de *Fuligo septica* et de *Physarum polycephalum* écrit en conclusion : « Tous les corpuscules colorés des plasmodes, autres que les grains de pigment, sont ainsi des vacuoles d'origine alimentaire, néoformées autour de grains d'amidon, et aussi d'amas bactériens. Nous n'avons jamais rencontré de vacuoles pulsatiles ou autres vacuoles ne contenant pas d'ingestum ». Dans les cultures de ces deux Myxomycètes l'aliment ingéré était, soit des grains d'amidon, soit des bactéries et les vacuoles alimentaires pouvaient donc renfermer ces deux sortes d'inclusions. Il semble bien, d'après les figures de vacuoles données par M[lle] Dalleux, que celle-ci n'a observé que les vacuoles les plus grandes à contenu hétérogène et sans doute la présence de petites vacuoles à contenu homogène a pu lui échapper. On se demande d'ailleurs, étant donné que les grains d'amidon ingérés par le *Physarum* ne sont pas attaqués ni digérés, comment il se fait qu'on ne les retrouve pas plus distinctement au sein des vacuoles digestives que figure l'auteur. Certaines des vacuoles de la figure 16, par exemple, semblent correspondre à des phénomènes de précipitation du contenu vacuolaire contre les parois en donnant des figures en croissant caractéristiques, plutôt qu'à des images de vacuoles alimentaires entourant des grains d'amidon. C'est pourquoi les conclusions du Mémoire de M[lle] Dalleux au sujet des vacuoles chez les Myxomycètes nous semblent loin d'être parfaitement établies et nous pensons qu'elles soulèvent de nombreuses objections. Dans le *Didymium clavus* que nous avons étudié il est difficile de supposer que les nombreuses petites vacuoles rondes n'ayant guère plus de 1 μ de diamètre que l'on rencontre entraînées par la cyclose dans les veines du plasmode, puissent correspondre à des vacuoles alimentaires ou en dériver : en effet la destinée normale d'une vacuole digestive est de se détruire en venant expulser à la surface les résidus qu'elles contient et même

si les *ingesta* étaient totalement dissous, il n'y en aurait pas moins sans doute nécessité d'une excrétion du contenu vacuolaire. Rien ne permet de penser que certaines de ces vacuoles exogènes puissent condenser leur contenu, diminuer de volume et finalement se transformer en minuscules vacuoles homogènes du type de celles qui sont charriées dans les courants protoplasmiques.

Nous pensons enfin que la manière de voir de MANGENOT au sujet des vacuoles des Myxomycètes, manière de voir adoptée, comme nous venons de l'exposer, par son élève Mlle DALLEUX, rencontre certaines difficultés supplémentaires du fait qu'il est possible de mettre en évidence dans les kystes et dans les spores, au moyen de colorations vitales, de petites vacuoles qui ne sont pas apparemment d'origine alimentaire. MANGENOT (1933) en a signalé de telles dans les kystes du sclérote. Il est vrai qu'un peu plus tard, dans son travail définitif (1934), l'existence de vacuoles dans les kystes paraît au même auteur moins certaine et il semble mettre en doute à ce sujet la valeur de ses premières observations. Cependant, un peu plus tard, Mlle DALLEUX met en évidence, dans les spores de *Physarum polycephalum* des « vacuoles sphériques ou plus ou moins allongées, d'une taille de 1 ou 2 μ environ qui prennent fortement les colorants vitaux ». Ces vacuoles sont de deux sortes : les unes hétérogènes représenteraient des restes de vacuoles digestives, les autres, homogènes, seraient des vacuoles dont le contenu alimentaire a été entièrement consommé.

La présence de vacuoles colorables par le rouge neutre dans les kystes et dans les spores des Myxomycètes nous semble particulièrement intéressante et ce fait nous paraît de nature à confirmer l'existence, dans ce groupe, d'un système de vacuoles indépendantes des vacuoles alimentaires.

Une comparaison s'impose d'ailleurs ici entre les vacuoles des Myxomycètes et les vacuoles de certains Protistes comme les Infusoires et les Amœbiens. Chez les Infusoires il ne fait pas de doute, d'après les travaux de nombreux auteurs (VOLKONSKY, 1929 ; DUNIHUE, 1930 ; HALL, 1930 ; HALL et DUNIHUE, 1931 ; HALL et ALVEY, 1933) qu'il existe de petites vacuoles fixant le rouge neutre (*neutral red granules* des auteurs) et qui sont indépendantes des vacuoles alimentaires ; elles représentent évidemment le vacuome de ces organismes. Il paraît en être de

même chez les Rhizopodes, comme l'indiquent en particulier les travaux récents de Ch. Hollande (1945) sur le genre *Pelomyxa* : cet auteur distingue en effet dans le protoplasme de ces grosses Amibes, des vésicules hyalines, des vacuoles digestives et des vacuoles colorables au rouge neutre. Il est particulièrement facile dans le cas des *Pelomyxa* de faire le départ entre les petites vacuoles colorables par le rouge neutre et les *ingesta*, puisque, d'après Hollande, la partie postérieure du corps de ces Amibes (*urosphère*) « ne renferme en général ni inclusion, ni *ingesta* d'aucune sorte » ; or le cytoplasme de cette région montre une grande affinité pour les colorants vitaux (rouge neutre, bleu de crésyl, sulfate de bleu de Nil) qui se fixent sur de petites vacuoles à l'intérieur desquelles ils précipitent sous forme de minuscules « endochromidies » animées de mouvements browniens. Les petites vacuoles à endochromidies qui peuvent être charriées par les courants du cytoplasme jusque dans la région antérieure du corps des *Pelomyxa*, apparaissent donc bien distinctes des vacuoles alimentaires. Nous les considérerons comme faisant partie du vacuome.

Nous avons eu nous-même l'occasion, au cours de colorations vitales effectuées sur des Amibes ou sur des Infusoires rencontrées dans nos cultures, d'y reconnaître de petites vacuoles fixant le rouge neutre vitalement et sans rapport avec les vacuoles alimentaires.

Le chondriome

Le chondriome des Myxomycètes, ou du moins ce que l'on a décrit comme tel, a retenu depuis longtemps notre attention, surtout en raison de ses caractères de résistance très exceptionnels vis-à-vis des fixateurs riches en acide acétique (1). Le fait

(1) La résistance du chondriome vis-à-vis des fixateurs riches en acide n'est pas un phénomène absolument isolé et l'on peut trouver dans la bibliographie, spécialement dans celle qui concerne la cellule animale, des indications montrant que le chondriome peut être conservé après des fixations très diverses. Le Flemming, par exemple, bien que l'acide acétique y soit en forte proportion, au moins dans certaines formules, conserve bien certains chondriomes et d'ailleurs le fixateur entrant dans la méthode Benda était constitué, comme le rappelle Meves (1904) par du Flemming fort. Le fixateur de Benda, modifié par Meves et moins riche en acide acétique, a

de cette résistance a déjà été remarqué et il est déjà cité dans le Mémoire de LEWITSKY (1924). M[lle] DALLEUX, dans ses recherches récentes, observe que le chondriome de *Physarum polycephalum* se maintient d'une manière remarquable après l'emploi des fixateurs acétiques et en particulier celui de Bouin ; les chondriosomes y sont des « grains ponctiformes, ou mitochondries, dont le diamètre varie approximativement de 0,3 à 1 μ » et la présence de courts bâtonnets est très rare.

Dans le *Didymium clavus* nous avons observé des chondriosomes sous forme d'innombrables grains, à l'exclusion en général de tous bâtonnets, dans tous les stades qui précèdent la formation des sporanges (fig. *a*, Pl. V). Il semble que ces éléments s'accumulent en grande quantité dans le sporange jeune, puis de là dans les spores qui sont riches également en chondriosomes. Or nous avons observé que ces éléments étaient conservés après fixation dans les fixateurs suivants : Bouin, Bouin-Hollande, Nawaschine, Telliesnitzky. Ils se retrouvent également dans des sporange fixés à l'alcool à 95°.

L'accumulation des chondriosomes dans les parties du plasmode destinées à donner des sporanges, leur grande abondance dans les sporanges eux-mêmes et dans les spores, la présence presque exclusive de grains chromatiques et la grande résistance de ces grains vis-à-vis de la plupart des fixateurs sont des caractères qui pourraient faire légitimement douter de la véritable nature de ces éléments (1). Il faudrait voir ce qu'il advient du chondriome dans le plasmode à l'état végétatif en dehors de tout début de sporulation. Il résulte de certaines de nos préparations que le chondriome y serait fort mal représenté. Ainsi les chondriosomes, si nombreux dans le sporange de *Didymium clavus*, s'y présensentent plutôt avec le caractère de granulations de réserve et comme une forme d'accumulation des protéides. Il est encore trop tôt pour discuter le bien-fondé de cette assertion, mais nous ne voyons pas pourquoi l'on refuserait aux chondriosomes du

fait ses preuves ensuite comme fixateur mitochondrial. Dans ces dernières années nous avons observé à diverses reprises la conservation, parfois excellente, des mitochondries dans certains tissus des Plantes Supérieures après des fixations Bouin et Nawaschine, mais cette conservation, il faut le reconnaître, est inconstante.

(1) Nous avons observé également des chondriosomes dans les spores d'une espèce de *Licea* (fig. *h*, Pl. V).

Didymium l'assimilation avec des éléments paraplasmiques étant donné ce que nous savons de leurs caractères morphologiques et de leur évolution.

Le nucléome

Les noyaux, dans le *Didymium clavus*, se sont présentés à nous presque constamment à l'état acinétique; mais, alors que dans le plasmode à l'état végétatif il n'y a qu'une seule sorte de noyaux, dans les sporanges en voie de développement l'existence de deux sortes de noyaux est très nette (fig. *a.c,d*, Pl. V) : les uns, relativement gros et vésiculeux, sont pourvus d'un nucléole assez petit et d'une membrane nette; leur chromatine se trouve disposée sous forme d'un réticulum léger et l'apparence ainsi prise par les noyaux, surtout peu avant la formation des spores, rappelle celui des noyaux en prophase méiotique (stade leptotène). Cependant rien ne permet d'affirmer que ces noyaux se divisent réductionnellement avant la formation des spores dans le sporange et nous avons des raisons de supposer au contraire que la méiose pourrait avoir lieu dans les spores elles-mêmes, après leur formation.

Les gros noyaux sont toujours accompagnés dans les sporanges jeunes (sporanges encore blancs ou qui commencent à brunir) de noyaux bien plus petits qui montrent une série de termes de passage vers un état de dégénérescence complète où ils ne sont plus représentés que par un grumeau chromatique. Le moment de l'apparition de ces noyaux particuliers semble se placer au stade où le sporange en voie de formation s'indique par un simple renflement, une sorte de coussinet qui se soulève à la surface du plasmode. Les noyaux dégénératifs sont alors encore rares et ils se signalent par leur taille moitié moindre environ que celle des noyaux normaux et par leur caractère plus chromatique : leur nucléole est relativement gros et le nucléoplasme a une disposition rayonnante autour du nucléole.

Il est donc possible de suivre, pour un certain nombre de noyaux, une évolution dégénérative qui se manifeste à l'époque où le sporange se développe. L'existence d'une dégéréresence d'un certain nombre de noyaux, dans les stades qui précèdent la sporulation a déjà été mise en évidence par de nombreux auteurs et en dernier lieu par Mlle Dalleux chez le *Physarum poly-*

cephalum. Cette dernière, par contre, indique la coexistence des deux sortes de noyaux dans les spores individualisées, ce que nous n'avons jamais observé. D'après nos observations les noyaux pycnotiques disparaîtraient avant la délimitation des territoires sporaux et ils ne seraient pas incorporés dans les spores elles-mêmes. Mlle Dalleux ne fait aucune hypothèse au sujet de l'existence de deux sortes de noyaux dans les jeunes sporanges des Myxomycètes. Nous pensons, quant à nous, que les gros noyaux pourraient tepréscnter des noyaux diploïdes résultant de fusions nucléaires sexuelles (caryogamie) et que les noyaux en dégénérescence correspondraient au restant des noyaux haploïdes n'ayant pas trouvé de partenaires. Cependant nous ignorons à quel moment du cycle peuvent avoir lieu les fusions nucléaires ayant un caractère sexuel.

Il n'est pas douteux que dans le *Didymium clavus* les spores qui viennent de se former ne renferment qu'un seul noyau relativement gros et dont l'état de la chromatine, dispersée en un fin réseau, n'est pas sans rappeler le stade leptotène des prophases méiotiques. Or, dans les spores plus âgées, il n'est pas très rare de rencontrer deux, ou même quatre noyaux (fig. *f*, Pl. V). Dans certaines figures il existe deux noyaux au repos, disposés côte à côte accompagnés par une plaque métaphasique de huit chromosomes granuleux ; on a donc l'impression que, dans la spore venant de se former, il se produit deux divisions successives donnant finalement quatre noyaux ; d'autre part tout donne à penser qu'il s'agit effectivement de divisions méiotiques et nous ne pouvons manquer de rappeler, à ce propos, que certains auteurs ont décrit la réduction chromatique à ce stade chez divers Myxomycètes (H. A. von Stosch, 1935 ; Gilbert, 1935). Au contraire Jahn (1911-1935) soutient que la mitose finale (*endmitose*) dans le sporange, avant la formation des spores, est une division réductrice, aussi bien chez les Endosporés que chez les Exosporés (*Ceratiomyxa*). Le point de vue de Jahn semble difficile à admettre, car l'auteur n'observe qu'une seule division particulière avant la formation des spores et la division suivante, dans la spore, semble devoir être parfois longuement retardée. Il est plus séduisant d'admettre, comme l'avait fait Olive (1907) autrefois pour le *Ceratiomyxa*, que c'est dans la spore que se passe la réduction chromatique, au cours de deux divisions, qui se succèdent suivant le mode habituel pour ce phénomène.

Etant donné que, chez le *Didymium nigripes*, la spore en germant ne donne très généralement qu'une seule myxamibe, il faudrait supposer qu'un seul noyau subsisterait sur les quatre formés à la méiose. Bien que nos observations soient encore très incomplètes, nous pensons qu'elles apportent des arguments en faveur d'une réduction chromatique effectuée dans la spore elle-même, aussitôt après sa formation.

BIBLIOGRAPHIE

CAMP (W. G.). — A method of cultivating Myxomycete *plasmodia*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 1936, **43**, 205-210.

— The fruiting of *Physarum polycephalum* in relation to nutrition. *Amer. J. Bot.*, 1937, **24**, 300-303.

CAYLEY (D. M.). — Some observations on *Mycetozoa Didymium*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1929, **14**, 227-248.

COHEN (A.). — Nutrition of the Myxomycete, I. Pure culture and twomembered culture of Myxomycete *plasmodia*. *Bot. Gaz.*, 1939, **101**, 243 II. Relations between *plasmodia*, *bacteria* and substrate in twomembered culture. *Ibid.*, 1941, **103**, 205-224.

COWDRY (N. H.). — The cytology of Myxomycetes with special reference to *mitochondria*. *Biol. Bull.*, 1918, **35**, 71-91.

DALLEUX (Mlle G.). — Recherches sur les plasmodes de deux Myxomycètes. *Rev. de Cytol.*, 1939, **4**, 123-182.

DANGEARD (P.). — Coloration vitale de l'appareil vacuolaire chez les Péridiniens marins. *C. R. Ac. Sc.*, 1923, **177**, 978.

— Le vacuome chez les Eugléniens. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1924, **24**, 297.

— L'appareil mucifère et le vacuome chez les Euglènes. *Ann de Protist.*, 1928, **1**, 68-74.

DANGEARD (P. A.). — Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application à l'étude des Champignons. *Le Botaniste*, 1931, **22**, 325-493.

DUNIHUE (F. W.). — The vacuome and the neutral-red reaction in *Paramecium caudatum*. *Arch. f. Protistenk.*, 1931, **75**, 476-497.

GILBERT (H. C.). — Critical events in the life history of *Ceratiomyxa*. *Am. J. Bot.*, 1935, **22**.

GRAY (W. D.). — Effet de la lumière sur la fructification des Myxomycètes. *Amer. J. Bot.*, 1938, **25**.

HALL (R. P.). — Cytoplasmic inclusions of *Trichamoeba* and their reaction. *J. Morph.*, 1930, **49**, 139-151.

— Vacuome and golgi apparatus in the ciliate, *Stylonychia*. *Zeitschr. f. Zellf. u, m. Anat.*, 1931, **13**, 770-782.

HALL (R. P.) et ALVEY (C. H.). — The vacuome and the so-called canalicular system of *Colpidium*. *Trans. Amer. Mic. Soc.*, 1933, **52**, 26-32.

HALL (R. P.) et DUNIHUE (E. W.). — On the vacuome and food vacuoles in *Vorticella*. *Ibid.*, **50**, 196-205.

HALL (R. P.) et LOEFER (J. B.). — Studies on *Euglypha* I. *Arch. f. Protistenk.*, 1930, **72**, 365-376.

Hall (R. P.) et Nigrelli (R. F.). — A note on the vacuome of *Paramoecium bursaria* and the contractile vacuole of certain ciliates. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 1937, **56**, 185-190.

Harper (R. A.). — Cell and nuclear fusion in *Fuligo varians*. *Bot. Gaz.*, 1900, **30**, 217-251.

Harper et Dodge (B. O.). — The formation of capillitium in certain Myxomycetes. *Ann. of. Bot.*, 1914, **28**, 1-18.

Harshberger (J. W.). — Observations upon the feeding *plasmodia* of *Fuligo septica*. *Bot. Gaz.*, 1901, **31**, 198-203.

Howard (F. L.). — Life history of *Physarum polycephalum* Sch. *Amer. J. Bot.*, 1931, **18**, 116-133.

— Laboratory cultivation of Myxomycete *plasmodia*. *Amer. J. Bot.*, 1931, **18**, 624-628.

— Nuclear division in *plasmodia* of *Physarum*. *Ann. of Bot.*, 1932, **46**, 461-477.

Jahn (E.). — Myxomycetenstudien. 6, Kernverschmelzungen und Reduktionsteilungen. *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1907, **25**, 23-26.

— 8, Der Sexualakt, 1911, **29**, 231-247.

— 14, Die organe des plasmodiums. 1932, **50**, 367-399.

— 15, Somatische und generative Kernteilungen, 1933, **51**, 377-385.

— 16, Die Kernphasen und die Zahl der chromosomen, 1936, **54**, 517-528.

— Kulturmethoden und Stoffwechseluntersuchungen bei Myxomyzeten. *Handb. d. biol. Arbeitsmeth.*, 1935, **12**, 905-925.

Kambly (P. E.). — Some physiological characteristics of Myxomycetes Swarm-cells. *Amer. J. Bot.*, 1939, **26**, 88.

Lewitsky (G.). — Ueber die chondriosomen bei den Myxomyzeten. *Zeitschr. f. Bot.* 1924, **16**, 65-89.

Lister (A.). — A monograph of the *Mycetozoa*. Londres, 1925.

Mangenot (G.). — Recherches cytologiques sur les plasmodes de quelques Myxomycètes. *Rev. de Cytol.*, 1934, **1**, 20-66.

Nigrelli (R. F.) et Hall (R. P.). — Osmiophilic and neutral-red-stainable inclusions of *Arcella*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 1930, **49**, 18-25.

Pinoy (E.). — Rôle des bactéries dans le développement de certains Myxomycètes. *Ann. Inst. Pasteur*, 1907, **21**, 686-700.

— Sur la germination des spores, sur la nutrition et la sexualité des Myxomycètes. *C. R. Ac. Sc.*, 1921, **173**, 50-51.

Raper (K. B.). — Growth and development of *Dictyostelium discoideum* with different bacterial associates. *J. Agric. Res.*, 1937, **55**, 289-316.

— Influence of culture conditions upon the growth and development of *Dictyostelium discoideum*. *Ibid.*, 1939, **58**, 157-198.

Schunemann (E.). — Untersuchungen über die sexualität der Myxomyceten. *Planta*, 1930, **9**, 645-672.

Skupienski (F.). — Etude bio-cytologique du *Didymium difforme*. *Acta Soc. bot. Polon.*, 1928, **5**, 255-336

— Influence du rouge neutre sur le développement de certains Mycomycètes. *Ibid.*, 1931, **8**, 133-140.

— Sur l'existence de races physiologiques chez les Myxomycètes. *Ann. de Protist.*, 1934, **4**, 121-132.

SMART (R.). — The reactions of myxomycetous swarm-cells to temperature. *Amer. J. Bot.*, 1938, **25**, 679.

STOSCH (H. A. von). — Untersuchungen über die entwicklungsgeschichte der Myxomyceten. *Planta*, 1934-35, **23**, 623-656.

— Ueber den generationswechsel der Myxomyceten-eine erwiderung. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1937, **55**, 362-369.

VOLKONSKY (M.). — Les phénomènes cytologiques au cours de la digestion intracellulaire de quelques Ciliés. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, **101**, 133-135.

WATANABE (A.). — Ueber die bedeutung der nährbacterien für die entwicklung der Myxomyceten-plasmodien. *Bot. Mag. Tokyo*, 1932, **46**, 247-255.

— Ueber die bedeutung der nährhefen für die entwicklung von Myxomyceten-plasmodien. *Ibid.*, **47**, 195-199.

YOSHIKADZU (E.). — Entwicklung der sporangien von Myxomyceten. *Bot. Mag. Tokyo*, 1934, **48**, 61-67 ; 152-158.

PLANCHE V

Didymium clavus (sauf fig. *h*, *Licea sp.*,

a. — Protoplasme dans un sporange avant maturité (couleur brune) : noyaux de deux tailles et chondriosomes. × 1.200 Bouin-Hollande.

b. — Région du même sporange où les spores sont formées ; les spores sont uninucléées et renferment des chondriosomes. × 1.200 Bouin-Hollande.

c et *d.* — Protoplasme dans des sporanges jeunes (blancs) à deux états de développement : en *d*, les petits noyaux sont en voie de dégénérescence pycnotique. × 1.200 Nawaschine.

e. — Protoplasme d'un plasmode montrant un amas de bactéries en bâtons nets très chromatiques. × 1.200 Nawaschine.

f. — Cinq spores provenant d'un sporange arrivé à maturité : états divers du nucléole : certaines spores renferment un seul noyau au repos ou à l'état de division, d'autres trois noyaux dont l'un est en division. × 1.200 Bouin-Hollande.

g. — Protoplasme de sporange brunissant montrant des noyaux de deux sortes, des vacuoles et des chondriosomes. × 1.200 alcool à 95°, hématoxyline.

h. — Deux spores de *Licea* sp. montrant des chondriosomes. × 1.200 Nawaschine, hématoxyline.

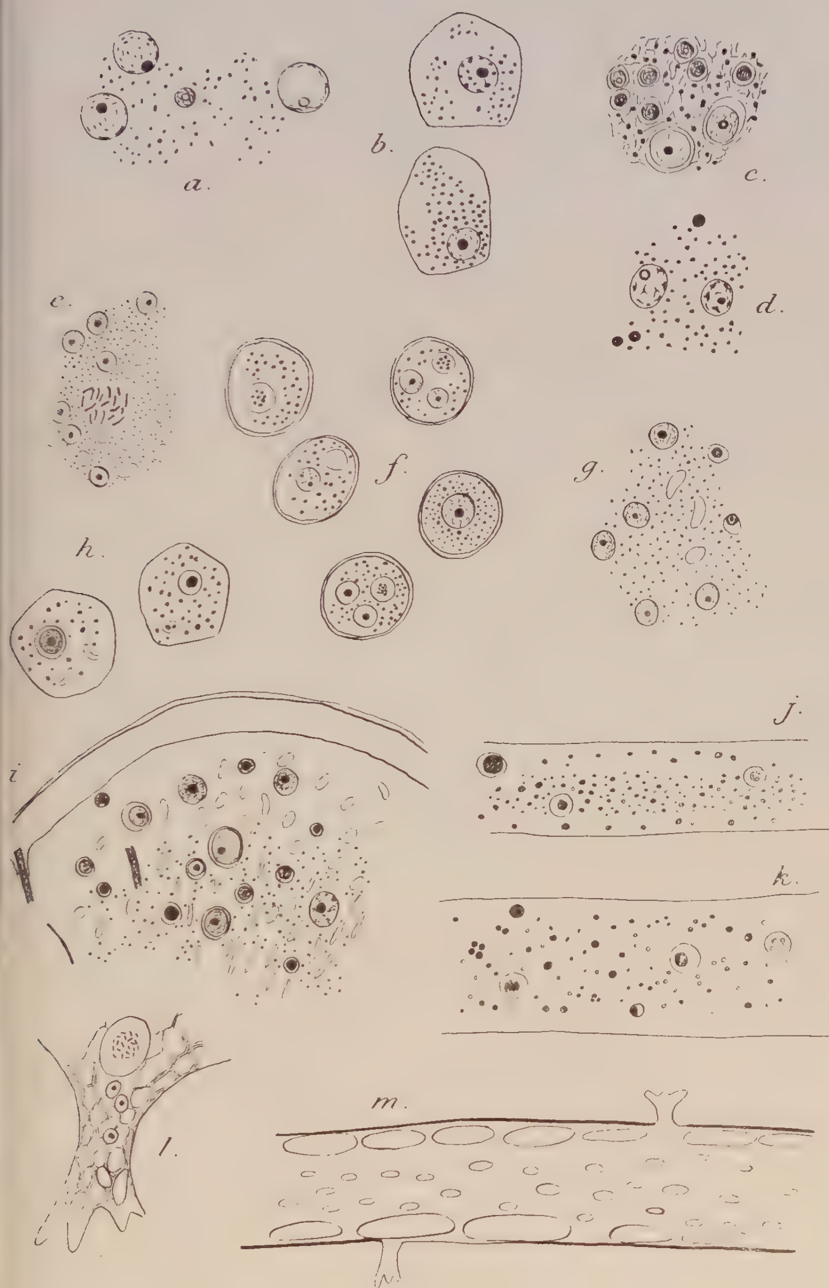
i. — Partie externe d'un sporange jeune montrant des noyaux de deux sortes, des vacuoles, des chondriosomes et quelques fragments du capillitium. × 1.200 Nawaschine.

j. — Travée de protoplasme colorée vitalement montrant des vacuoles alimentaires et des vacuoles plus petites et homogènes entraînées par la cyclose. × 600.

k. — Autre travée colorée vitalement dans les mêmes conditions. × 600.

l. — Pseudopode digité du plasmode renfermant trois noyaux et une vacuole avec des bactéries agglutinées. × 600 Bouin, hématoxyline.

m. — Cordon du plasmode observé vitalement et schématisé montrant de grandes vacuoles dans l'ectoplasme et deux pseudopodes. × 600.



Didymium clavus Licea.

Recherches sur l'aleurone et les constituants cytoplasmiques des graines de Légumineuses

par Pierre DANGEARD

Les grains d'aleurone constituant une réserve azotée des graines ont attiré l'attention depuis longtemps. Leurs caractères essentiels ont été établis dans un Mémoire fondamental, déjà fort ancien, celui de PFEFFER en 1872. Cependant PFEFFER avait considéré les grains d'aleurone comme étant d'origine « plasmique » et, ce faisant, il avait relégué quelque peu dans l'ombre les travaux antérieurs de GRIS qui admettait, plus justement, dès 1860, que l'aleurone se formait au sein de vacuoles particulières. Il fallut attendre finalement les travaux de VERMINSKY (1888) et surtout ceux de WAKKER (1888) pour voir s'accréditer l'opinion que les grains d'aleurone étaient simplement des vacuoles riches en albuminoïdes et progressivement desséchées au cours de la maturation des graines. C'est ainsi que WAKKER écrit dans ses conclusions : « aleuronkörner sind mit eiweiss angefüllte vakuolen » et VERMINSKI démontre que les grains d'aleurone se forment aux dépens de vacuoles contenant des albumines dissoutes qui perdent peu à peu leur eau pendant la maturation des graines. Ce phénomène peut même, dit-il, être reproduit artificiellement dans une préparation microscopique qu'on laisse se dessécher.

Il s'en faut cependant que l'origine véritable de l'aleurone se soit établi, dès cette époque, sans contestation et dès 1890, un élève de TSCHIRCH, F. LÜDTKE, concluait de ses recherches que les inclusions des grains d'aleurone (cristalloïdes et globoïdes) se formaient librement dans le contenu cellulaire « frei im Zellinhalt » et non dans des vacuoles : c'était reprendre en somme l'idée de PFEFFER qui décrivait, dans le cas du Ricin par exemple, l'apparition des cristalloïdes et des globoïdes au sein du plasma, puis le dépôt, autour de ces inclusions, de la substance fonda-

mentale protéique. Lüdtke fait remarquer que les inclusions, au moment de leur apparition ne sont pas, à vrai dire, au contact direct de la masse granuleuse du contenu cellulaire (il n'emploie pas le terme de *protoplasma*), mais que néanmoins l'espace plus clair qui les entoure ne peut, en aucune manière être considéré comme de nature vacuolaire suivant les vues de Werminski.

Il est juste d'ailleurs de souligner qu'à l'époque de ces travaux sur l'aleurone on n'était pas arrivé à faire généralement une distinction suffisante entre la substance vivante proprement dite et les inclusions diverses qu'elle pouvait renfermer. Le terme de protoplasma n'étant pas encore d'un usage très courant, surtout parmi les botanistes, les auteurs employaient, dans leurs descriptions, les appellations assez vagues de contenu cellulaire ou de suc cellulaire. C'est le grand mérite de Wakker et de Werminski, un élève de Belajeff, d'avoir interprété pour la première fois correctement les relations des grains d'aleurone avec les vacuoles cellulaires, soit au cours de la maturation, soit au cours de la germination des graines. Il faut reconnaître aussi que depuis l'époque du Mémoire de Pfeffer (1872) des progrès importants avaient été réalisés dans l'analyse de la cellule ; les travaux de de Vries (1885) sur les propriétés des vacuoles avaient eu un grand retentissement et ils avaient appelé l'attention sur les vacuoles en tant que constituants cellulaires.

A peu près à la même époque, Rendle (1888) avait suivi la formation de l'aleurone dans les cotylédons d'une espèce de Lupin (*L. digitatus*) et il avait cru observer que les grains d'aleurone prenaient naissance, dans des cellules largement vacuolisées, au sein du protoplasme et par une sorte de sécrétion de ce dernier ; ces grains, après avoir grossi et après s'être multipliés, finissaient par remplir la grande vacuole cellulaire tout en restant séparés les uns des autres par des brides du réticulum protoplasmique entre lesquels ils avaient pris naissance. On voit que Rendle peut être rangé, comme Pfeffer, parmi les partisans d'une origine plasmique des grains d'aleurone.

Dans la suite, les auteurs adoptèrent diverses manières de voir et si, en général, l'opinion de Wakker et de Werminski fut acceptée, par la majorité des histologistes, il demeura cependant un point de doute. D'ailleurs, en France, Belzung (1900) dont le Traité eut un grand succès, soutint, assez curieusement,

pour l'aleurone une double origine : d'après lui en effet les *grains d'aleurone à inclusions*, qui sont de beaucoup les plus nombreux, se formeraient au sein de certaines vésicules protoplasmiques ou *hydroleucites* ; les cristalloïdes et les globoïdes feraient d'abord leur apparition, puis le suc des vésicules se chargerait de substances protéiques en dissolution et prendrait une réaction alcaline ; à maturité la matière protéique se déposerait autour des inclusions par suite du dessèchement de la graine pour donner la substance fondamentale et la vésicule, ainsi transformée, constituerait le grain d'aleurone. Celui-ci pourrait donc être considéré, d'après Belzung, comme une vésicule protoplasmique (ou un hydroleucite) concrétée, dont la membrane limitante a préalablement sécrété les principes protéiques inclus. Pour Belzung, d'autre part, les grains d'aleurone sans inclusions de diverses Légumineuses, naissent au contraire directement dans le protoplasme, sous forme de corpuscules pleins; plus tard ces grains d'aleurone augmentent de taille tout en se creusant de nombreuses petites vacuoles ; ils prennent ainsi un aspect spongieux, réticulé ou finement granuleux qui est, d'après Belzung, caractéristique. Ainsi, d'après cette opinion, les grains d'aleurone des Légumineuses, comme il résulte des descriptions de l'auteur et des figures qu'il représente, se forment dans le protoplasme indépendemment des vésicules de suc cellulaire, tandis qu'au contraire ce sont ces vésicules qui les constituent, par un procédé de dessèchement, dans tous les autres exemples.

En 1904, A. Meyer avait émis l'opinion que les globoïdes des grains d'aleurone du Ricin pouvaient renfermer une substance voisine de la volutine.

En 1908 et en 1907, Guilliermond étudiant la cytologie des graines de Graminées au cours de la germination avait montré que les grains d'aleurone renferment des corpuscules doués de métachromasie et donnant des réactions histochimiques comparables aux corpuscules métachromatiques des Protistes. Beauverie (1908), peu après, s'attachait à l'étude, chez de nombreuses plantes, des globoïdes des grains d'aleurone et il concluait de ses recherches qu'il existait une grande analogie entre la matière azotée de ces globoïdes et la substance des corpuscules métachromatiques des Protistes et autres organismes inférieurs. On peut se demander, lorsqu'on fait un examen critique de ces travaux si les éléments métachromatiques observés

au cours de l'évolution des vacuoles aleuriques correspondaient bien toujours aux globoïdes ; en outre les réactions colorées métachromatiques semblent insuffisantes pour caractériser la « métachromatine » ou « volutine » de MEYER. La présence de métachromatine dans les globoïdes des grains d'aleurone peut donc apparaître comme insuffisamment démontrée.

Tel était sensiblement l'état de la question de l'aleurone et de son origine, lorsque nous entreprîmes, en 1920, d'appliquer aux graines en voie de maturation ou aux graines en voie de germination la technique des colorations vitales inaugurée par P. A. DANGEARD. Sans doute, auparavant, les grains d'aleurone avaient fait l'objet de quelques tentatives de coloration vitale : BEAUVERIE (1908), dans le travail déjà cité, avait fait des essais dans cette direction et il avait souligné les difficultés que rencontre cette coloration ; il écrivait (p. 156) : « Dans la Courge et le Ricin la coloration vitale par le rouge neutre est rendue particulièrement difficile à cause de l'huile, il est nécessaire d'écraser la préparation pour mieux séparer les grains d'aleurone. On constate alors que les globoïdes restent incolores tandis que la substance amorphe et la cristalloïde se colorent. Le violet de gentiane donne les mêmes résultats ». GUILLIERMOND (1908) également, dans ces recherches cytologiques sur la germination des graines de quelques Graminées, avait constaté que la protéine des grains d'aleurone se colorait vitalement par le rouge neutre et par le bleu de méthylène tandis que les globoïdes restaient incolores. On peut dire toutefois que dans les travaux de GUILLIERMOND à cette époque, comme dans ceux de BEAUVERIE, le caractère vraiment vital des colorations obtenues n'avait pas été suffisamment établi et nous avons vu que le dernier auteur considérait comme vitale une coloration de grains d'aleurone dissociés au cours de l'écrasement des préparations, alors que les cellules, visiblement, ne peuvent être, dans ces conditions, que tout à fait désagrégées ou très altérées.

L'évolution des grains d'aleurone dans la plantule du Pin maritime au cours de la germination nous avait permis d'établir tout d'abord qu'ils se transformaient directement en vacuoles après être passés, dans certains cas, par des stades filamenteux ou réticulés et peu après (1921) nous observions des faits très comparables en étudiant l'albumen du Ricin. De plus, en suivant la formation de l'albumen au cours de la formation

des graines nous montrions que les grains d'aleurone dérivent de la fragmentation d'une grande vacuole primitivement unique dans le jeune albumen : ainsi les grains d'aleurone de la graine mûre sont bien des vacuoles qui se sont isolées les unes des autres, ont pris une forme arrondie ou globuleuse, puis se sont desséchées après avoir accumulé des matières protéiques et diverses inclusions à leur intérieur. Il était nettement établi au moyen d'observations vitales aidées par l'emploi de colorants vitaux (rouge neutre et bleu de crésyl), que le système vacuolaire subit, au cours de la maturation des graines et de leur germination une évolution réversible très remarquable conditionnée par les variations, se succédant en ordre inverse, de la teneur en eau. Les idées défendues autrefois par WAKKER et par WERMINSKI recevaient une démonstration aussi complète que possible. Or le même sujet était alors, à notre insu, étudié par GUILLIERMOND qui fit connaître les résultats de ses recherches au Congrès de l'Association française pour l'Avancement des Sciences tenu à Rouen en juillet 1921. Peu après d'ailleurs, dans un Mémoire des Archives d'Anatomie microscopique, paru en 1923, GUILLIERMOND revendiquait la priorité des résultats obtenus en ces termes : « Les résultats sur l'origine des grains d'aleurone dans l'albumen de Ricin que nous exposons ici ont été résumés dans une communication au Congrès de l'Association francaise pour l'Avancement des Sciences, Rouen, juillet 1921. Bien que la publication de cette communication n'ait paru que dans le courant de l'année 1922, ces résultats sont donc incontestablement antérieurs à ceux de M. Pierre DANGEARD. » Nous ne voulons pas insister, sur ce que cette revendication peut avoir de contestable étant donné que les résultats présentés par GUILLIERMOND, en 1921, étaient basés principalement sur l'emploi des méthodes de fixation et se rapportaient surtout à l'étude du chondriome des cellules d'albumen. Au contraire nos études sur l'aleurone publiées en 1921 étaient des études vitales ou en s'aidant de colorants vitaux. Tout ce que l'on pouvait donc dire c'est que ces recherches se complétaient l'une l'autre, mais l'étude vitale que nous avions faite de bout en bout de l'évolution des graines d'aleurone dans le Ricin avec l'aide de colorants vitaux était incontestablement originale et nouvelle (1).

(1) Nous ne discuterons pas le point de savoir si la priorité d'une communication est acquise du jour où elle est présentée (ce qui paraît normal,

A peu près à l'époque où paraissaient les publications de Guilliermond et de nous-mêmes sur l'aleurone, un cytologiste américain D. M. Mottier (1921), connu par ses travaux sur le noyau et sur les chondriosomes, étudiait le développement des corpuscules protéiques (aleurone) du Maïs et du Ricin ainsi que la formation de certains corps albuminoïdes du *Conopholis americana* (parasite complet qui renferme des grains de protéine dans ses cellules de méristème). Il était amené à penser que les grains d'aleurone du Ricin avaient leur origine dans de petits *primordia* granuleux préexistant dans le cytoplasme qui s'accroissent et se rassemblent en grand nombre dans des cavités en forme de vacuoles. La formation de l'aleurone était rapportée en somme à l'activité de certains éléments du cytoplasme, en forme de grains ou de bâtonnets et analogues aux *primordia* des leucoplastes et des chloroplastes (chondriosomes).

C'était donc nettement soutenir l'origine plastidogène des grains d'aleurone et revenir, dans un certain sens, à l'opinion de Pfeffer d'une origine plasmique de l'aleurone. Or il semble établi aujourd'hui que Mottier a pu prendre pour des *primordia* de l'aleurone des granulations protéiques de précipitation nées à l'intérieur des vacuoles aleuriques riches en matières albuminoïdes ; leurs propriétés chromatiques les rapprochent des chondriosomes, mais leur nature est essentiellement différente. L'origine plastidogène de l'aleurone fut d'ailleurs soutenue encore un peu plus tard par Vouk (1925) et, là encore, il semble bien que cette conclusion erronée soit due à l'emploi trop exclusif des préparations fixées. Seul le contrôle vital permet, dans l'étude de l'aleurone, une interprétation exacte de son origine et de son évolution.

Il semble que dans la suite, après les critiques faites par nous-même et par Guilliermond (1924) de l'origine plastidogène des grains d'aleurone, la notion se soit finalement imposée que ces éléments n'étaient autres que des vacuoles albuminoïdes concrétées. On peut même dire que c'est aujourd'hui une opinion absolument classique ; cependant, tout récemment, un

mais autorise des modifications ultérieures), ou du jour de la publication imprimée. Nous pouvons affirmer, pour notre part, que la communication de Guilliermond ne fut connue de nous qu'après sa publication, c'est-à-dire en 1922 et nous voulons bien croire que Guilliermond ne la modifia pas pour l'impression.

savant allemand Wieler (1943), ayant repris l'étude de l'aleurone et de son origine dans un grand nombre de plantes et particulièrement chez les Légumineuses n'a pas hésité à soutenir que notre opinion sur l'origine de l'aleurone dans le Pin maritime et dans le Ricin lui paraissait très invraisemblable. Pour lui, en effet, les grains d'aleurone apparaissent dans le plasma et non dans une vacuole et ils proviennent d'une précipitation. L'auteur ayant produit une étude assez étendue (où malheureusement les figures sont rares et où la technique n'est pas suffisamment indiquée), il est nécessaire d'exposer en quoi consistent les arguments invoqués à l'appui de sa thèse par Wieler.

Après avoir dit que les grains d'aleurone sont en réalité encore imparfaitement connus, Wieler expose successivement ce qu'on sait de la substance fondamentale, des cristalloïdes et des globoïdes, enfin de la membrane des grains d'aleurone. Il procède ensuite à l'étude particulière de l'aleurone dans un assez grand nombre de plantes et finalement aborde la question de l'origine des grains d'aleurone. Après avoir souligné les contradictions et les désaccords à ce sujet entre Pfeffer et Lüdtke en particulier il déclare que, d'après lui, l'origine vacuolaire de l'aleurone n'est nullement prouvée. Pour trancher cette question il pense que les cotylédons du Lupin en voie de formation constituent un matériel favorable. L'auteur étudie à cet effet les *Lupinus luteus* et *L. angustifolius*. Ses recherches ont commencé, avec *L. luteus*, alors que la plantule était encore relativement jeune, mais distinctement formée cependant et elles ont été poursuivies jusqu'à la maturité. Dans les premiers stades étudiés, l'aleurone fait encore défaut ; d'autre part des cristalloïdes et des cristaux d'oxalate de chaux apparaissent les premiers et un peu plus tard les grains d'aleurone se montrent ; leur apparition serait, d'après Wieler très précoce (*sehr zeitig*) et non pas juste avant la maturité des graines. Le grain d'aleurone se montrerait, tantôt au voisinage du noyau, tantôt dans la couche protoplasmique pariétale, mais non dans l'intérieur d'une vacuole. Ceci ayant lieu au moment où les cellules renferment de grandes vacuoles, il serait impossible d'admettre que les grains d'aleurone puissent correspondre, suivant l'opinion classique, à la division d'une vacuole en autant de parties qu'il se formerait plus tard de grains d'aleurone. La formation de ces éléments aurait lieu fréquemment au contact d'un cristal

d'oxalate de chaux et même dans les très jeunes stades, d'après l'auteur, le caractère ponctué des grains d'aleurone pourrait être mis en évidence. Wieler envisage également, pour les grains d'aleurone, la possibilité d'une croissance, entre le moment de leur première apparition et leur état final représenté dans la graine mûre où ils sont généralement plus gros que dans les états antérieurs. Pour lui, enfin, les grains d'aleurone sont comparables à des *sphérites* dont ils auraient la structure et le mode de croissance. Wieler ne s'est pas borné à l'étude du Lupin, il a encore étudié d'autres Légumineuses comme le Haricot, quelques Graminées enfin et le Lin cultivé, mais d'une manière moins complète.

L'étude faite par Wieler des grains d'aleurone des diverses plantes, non moins que les conclusions inattendues qu'il développe en opposition avec les idées classiques, nous ont engagé à reprendre la question de l'aleurone en nous limitant tout d'abord à quelques Légumineuses, parmi les plus accessibles, telles que Lupins, Haricots, Sojas, Pois, Fèves, en portant notre attention principalement sur le mode de naissance des grains d'aleurone au cours des phénomènes de maturation dans les graines. Pendant cette étude, nous avons confié plus particulièrement l'exemple du Soja à l'un de nos élèves M. Quilichini qui fit porter sur cette plante le sujet d'un Diplôme d'Etudes Supérieures.

Au cours de cette étude nous avons d'ailleurs trouvé beaucoup d'intérêt à suivre l'évolution, non seulement de l'aleurone, mais aussi des autres constituants cellulaires comme les mitochondries et les plastes : ces derniers éléments subissent en effet des changements importants dans les tissus des graines en voie de formation et, s'il s'agit des plastes, on sait qu'ils jouent un rôle essentiel dans l'élaboration des grains d'amidon de réserve. On pouvait cependant prévoir d'importantes différences de comportement suivant qu'il s'agirait soit de graines riches en amidon (Haricot, Pois, Fève), soit de graines faiblement amylifères, ou même dépourvues d'amidon (Soja, Lupin). Or, précisément chez les Légumineuses, Li Koué Tchang, un élève de Guilliermond, montrait, en 1924, que les plastes formateurs des grains d'amidon de réserve de la graine pouvaient, dans certains cas, disparaître au cours de la germination et dans d'autres cas, au contraire, se régénérer puis se transformer en chloro-

plastes. Le premier mode se rencontre dans le Haricot et le second dans le Pois, comme l'avait déjà signalé BELZUNG (1896) parmi d'autres observations inexactes. Cependant il apparaît que LI KOUÉ TCHANG n'a étudié que les graines de Pois et de Haricot pendant leur germination et que les constituants cellulaires chez les Légumineuses n'ont pas fait, depuis longtemps, l'objet de recherches suivies au cours de la maturation des graines (1).

Lupin (Pl. IX)

Nous avons étudié particulièrement le Lupin blanc et accessoirement d'autres espèces à graines plus petites (*L. polyphyllus, L. affinis, L. angustifolius*, etc.).

Etude vitale ou subvitale. — Nous avons étudié dans le Lupin blanc des embryons jeunes n'ayant guère que 5 ou 6 mm. de diamètre et qui étaient bien colorés en vert par la chlorophylle. A ce stade nous n'avons pas observé trace de grains d'aleurone ; sur coupe fraîche et assez épaisse des cotylédons il est facile de voir que les cellules parenchymateuses renferment une ou plusieurs grandes vacuoles et que les plastes sont représentés par de petits chloroplastes globuleux. A cette période nous n'avons pas réussi à colorer vitalement les vacuoles par le rouge neutre ; ce colorant en effet se fixe sur le noyau et surtout sur le nucléole donnant lieu à une coloration subvitale. Sur des embryons à peu près de même taille, mais plus avancés, on obtient la coloration vitale de globules arrondis précipités à l'intérieur des vacuoles ou bien apparaissant sur les bords des vacuoles, voire même encore dans le protoplasme. Dans les cellules de parenchyme cotylédonnaire dans lesquelles le colorant n'a pas pénétré on remarque aussi des globules réfringents analogues à ceux des cellules colorées ; peu à peu on les voit se colorer en rose ; or ces globules semblent bien être préformés et ils ne résultent pas apparemment d'une précipitation sous l'effet du traumatisme ; comme ils ont l'apparence le plus souvent d'être au sein du cytoplasme et qu'ils coexistent avec la présence dans les cellules qui

(1) Signalons cependant la thèse de E. SOMON (1945), dont nous n'avons eu connaissance qu'après la rédaction de ce travail.

les possèdent de grandes vacuoles claires, on pourrait mettre en doute leur origine vacuolaire et les considérer comme des inclusions formées directement dans le cytoplasme. On pourrait être d'autant plus tenté de le faire que parfois ces globules albuminoïdes arrondis contiennent des inclusions incolores.

Il est pourtant impossible d'envisager, comme l'a fait WIELER, ces globules comme des grains d'aleurone formés au sein du protoplasme, indépendamment des vacuoles : en effet il n'y a aucune différence entre ces globules intracytoplasmiques et ceux, colorables de la même façon, qui sont intravacuolaires. On pourrait évidemment soutenir que les globules aleuriques se forment tout d'abord dans le cytoplasme, puis qu'ils émigrent ensuite dans les vacuoles, mais cette manière de voir nous paraît en contradiction avec tout ce que nous savons de l'évolution des vacuoles et nous préférons admettre, comme l'observation le montre, que la substance des grains d'aleurone s'accumule dans les vacuoles où elle peut de bonne heure précipiter sous forme de globules arrondis que l'on retrouve en général plaqués contre la paroi vacuolaire. Ces globules ont une affinité particulière pour le rouge neutre tandis que le reste de la vacuole formé par un suc cellulaire très dilué demeure incolore. La présence de semblables globules qu'on pourrait croire préformés dans le cytoplasme, généralement au voisinage du noyau, s'explique si on admet que les globules précipités peuvent émigrer de la vacuole dans le cytoplasme ; or nous en verrons des exemples par la suite. Les préparations fixées nous permettront aussi de confirmer cette interprétation des jeunes stades de la maturation de la graine chez le Lupin.

Dans des graines plus âgées le vacuome des cellules parenchymateuses du cotylédon accumule de plus en plus les substances protéiques. Son contenu étant plus dense fixe plus intensément le rouge neutre ; d'autre part il se présente souvent à l'état de réseau vacuolaire (fig. *e*) ; la précipitation du contenu colloïdal est fréquente et donne lieu à la formation de globules plus colorés au sein du suc vacuolaire. Il existe aussi, à ce stade, dans la plupart des cellules profondes des cotylédons, des globules réfringents préformés qui fixent le rouge neutre. Il est difficile d'ailleurs de faire une distinction entre ces globules aleuriques et ceux qui se forment évidemment sous l'influence du colorant vital et au cours de la manipulation. Il s'agit, à notre avis, dans

un cas comme dans l'autre, de corpuscules nés aux dépens du suc vacuolaire instable et riche en substances protéiques (1).

L'épiderme des cotylédons permet des observations vitales plus faciles que le parenchyme parce qu'il suffit pour cela de pratiquer des coupes tangentielles assez minces. Or le vacuome consiste tout d'abord en grandes vacuoles peu nombreuses qui ensuite se fragmentent. Dans une graine âgée il n'y a pas encore à proprement parler de grains d'aleurone dans l'épiderme cotylédonnaire, mais des vacuoles nombreuses, arrondies et qui fixent fortement le colorant vital sans précipiter. Il semble que les grains d'aleurone de l'épiderme cotylédonnaire ne se forment définitivement qu'au moment du desséchement qui accompagne la maturation au terme de l'évolution de la graine. La formation de l'aleurone dans l'épiderme se fait donc, semble-t-il, d'une manière tout à fait classique et sans donner lieu à ces phénomènes de précipitation et de condensation observés pour les cellules du parenchyme profond.

Etude après fixation. — C'est une fixation au liquide Benda-Meves qui nous a donné les meilleurs résultats (fig. *l*) dans la conservation de l'aleurone et des éléments cytoplasmiques. Dans une graine d'âge moyen on trouve souvent cet état, observé déjà vitalement, de masses aleuriques sphériques coexistant avec la présence de grandes vacuoles claires et dépourvues de tout contenu figuré. Ces masses aleuriques donnent l'apparence assez souvent de se trouver au sein du cytoplasme et de constituer des inclusions indépendantes du vacuome, mais un examen plus attentif permet de reconnaître que ces globules sont en réalité des précipités vacuolaires, car on les observe fréquemment au contact de la paroi vacuolaire et non dans le protoplasme. En outre leur forme régulièrement arrondie ne peut guère s'expliquer autrement que par un dépôt dans le suc vacuolaire à la suite d'un phénomène de floculation. Il n'est pas rare d'ailleurs d'observer, dans les vacuoles, des précipités globuleux plus petits et se colorant fortement en noir. Tous ces précipités sont reliés entre eux par des intermédiaires. Comme il arrive que les vacuoles soient plus petites dans la région située au voisinage du

(1) La formation de ces globules pourrait être sans doute comparée à celle des *cyanoplastes* décrits par Politis dans les fleurs d'*Iris germanica*.

noyau, c'est là également qu'on peut observer le plus fréquemment des masses aleuriques de précipitation ; l'hématoxyline les colore d'une manière plus ou moins foncée, surtout dans leur région périphérique qui peut apparaître comme un cercle fortement coloré en noir. Nous concevons fort bien qu'un auteur qui ne serait pas familiarisé avec les différents aspects des précipitations vacuolaires pourrait décrire ces sphérules comme des formations intracytoplasmiques ; peut-être même pourrait-il sans trop de difficulté les assimiler à des produits paraplasmiques nés à l'intérieur de plastes élaborateurs.

Dans des préparations au liquide de Regaud et dans des stades de la maturation plus avancés, nous avons observé les vacuoles à aleurone sous forme, non plus d'espaces clairs renfermant des globules précipités, mais sous forme de sacs creux à parois épaisses réfringentes ; cette paroi vacuolaire qui semble résulter d'un dépôt de la substance vacuolaire et d'une sorte de durcissement et de coagulation périphérique, n'est pas très chromatique (fig. *g*). Dans les cellules profondes du parenchyme cotylédonnaire, toutefois, ces vacuoles à parois épaisses sont de plus grande taille et leur paroi retient l'hématoxyline, tandis que leur intérieur paraît vide en général ; elles peuvent aussi renfermer un contenu feuilleté et nacré appliqué contre les parois ; il n'est pas rare non plus d'observer des globules chromatiques précipités dans ces vacuoles.

Nous avons vu qu'il existait des chloroplastes dans le cotylédon avant maturation. Ces chloroplastes sont surtout abondants dans les cellules extérieures du parenchyme cotylédonnaire où la fixation Benda-Meves les conserve parfaitement en montrant leur structure de *grana* ; dans les assises plus profondes les plastes sont surtout représentés par des amyloplastes ; leur stroma se colore fortement en noir et il peut devenir très peu apparent sous forme d'un simple liseré noir autour du grain d'amidon ; en outre il semble dépourvu de toute structure de *grana*. Les plastes sont accompagnés de mitochondries granuleuses peu abondantes et de chondriosomes en bâtonnets et en petits filaments. La fixation Regaud ne nous a pas donné d'aussi bons résultats que le liquide de Meves pour le chondriome, mais, pour les chloroplastes, elle nous a permis d'y voir des *grana* très bien mis en évidence et très bien colorés (fig. *f*).

On voit que l'étude de la graine du genre Lupin avant la matu-

ration ne nous a pas permis de vérifier la théorie de Wieler. Nous avons bien, comme l'a fait l'auteur, observé que des globules aleuriques pouvaient se former de bonne heure dans les cotylédons de Lupin et dans des graines jeunes avant leur déshydratation ; cependant ces globules aleuriques sont formés de toute évidence par précipitation dans les vacuoles et non directement dans le cytoplasme. Le contenu vacuolaire colloïdal est très instable et il précipite très facilement sous forme de corpuscules arrondis : ces corpuscules peuvent, dans certains cas, émigrer dans le cytoplasme à partir des vacuoles où ils ont pris naissance. A mesure que la maturation avance, ces corpuscules deviennent de plus en plus nombreux et de plus en plus chromatiques : tout le vacuome finit par se résoudre en grains d'aleurone dans la graine mûre et desséchée.

Soja (Pl. IX)

L'évolution de l'aleurone dans la graine de Soja pendant la maturation nous a paru rappeler beaucoup celle de l'aleurone dans les Lupins. On peut l'étudier en s'aidant de colorants vitaux comme le rouge neutre et s'adresser soit aux cellules épidermiques des cotylédons, soit aux cellules de parenchyme de ces mêmes organes : il faudra opérer alors sur des coupes minces que l'on placera dans une solution diluée du colorant. Or, dans les cellules épidermiques d'une graine très petite, on constate la présence de grandes vacuoles uniques se colorant en rouge brique d'une manière homogène ; à la longue, des précipitations se forment qui s'attachent aux parois vacuolaires et ce phénomène peut entraîner la décoloration totale de la vacuole. Lorsqu'on observe les cellules épidermiques cotylédonnaires, dans des graines plus grandes, on trouve le vacuome non plus sous forme de vacuole unique, mais dissocié en nombreuses vacuoles généralement sphériques et de plus en plus petites. Dans les stades qui précèdent de peu la maturation complète de la graine, le vacuome des cellules de l'épiderme est constitué par des dizaines et même par des centaines de petites vacuoles rondes à suc cellulaire très concentré et qui se colorent très fortement et souvent sans précipiter par le rouge neutre. On peut admettre que cet état diffère très peu de celui de la graine mûre et que ces petites vacuoles très condensées ne sont autres que

des grains d'aleurone. Ainsi l'évolution du vacuome dans les cellules épidermiques cotylédonnaires est des plus simple : elle comporte un procédé de fragmentation d'une grande vacuole primitivement unique avec enrichissement corrélatif en substances protéiques dissoutes.

L'évolution vacuolaire dans les cellules profondes est plus difficile à suivre, parce que les phénomènes de précipitation y jouent un grand rôle et parce qu'il n'est pas toujours facile de faire le point de départ entre les aspects morphologiques qui sont de nature pathologique, déterminés par l'introduction du colorant et ceux qui sont préexistants et naturels. Un point semble acquis, c'est que des globules réfringents de nature aleurique, se colorant vitalement et brunissant légèrement par $O_s O4$, apparaissent de bonne heure dans les cellules parenchymateuses profondes qui contiennent encore à ce stade de grandes vacuoles claires. Presque toutes les cellules renferment ainsi de grosses masses sphériques réfringentes que l'on doit considérer soit comme des vacuoles spéciales ayant accumulé des substances protéiques, soit, plutôt, étant donné leur forme régulièrement arrondie, comme des globules de précipitation nés par une condensation du contenu colloïdal des grandes vacuoles voisines.

L'étude de préparations fixées et colorées correspondant à des graines de même âge montre que l'aleurone fait bien son apparition ainsi à la suite d'une précipitation dans le suc vacuolaire. Dans des préparations fixées au liquide de Nawaschine la substance aleurique se colore en gris foncé ou en noir et elle peut former des globules sphériques intravacuolaires ou des masses en apparence indépendantes des autres vacuoles à contenu clair. Tous ces aspects correspondent évidemment à des différences dans l'action du fixateur d'un élément cellulaire à l'autre. Dans un stade de graine très jeune fixé au Regaud et coloré à l'hématoxyline ferrique nous avons pu reconnaître l'aleurone sous forme de globules très noirs de différentes grosseurs et qui sont évidemment des précipités bien qu'ils coexistent avec de grandes vacuoles claires et en apparence vides de tout contenu. On peut supposer, ou bien que ces globules se sont formés dans des vacuoles particulières, ou bien plutôt qu'ils ont émigré dans le cytoplasme en dehors des vacuoles plus grandes dont ils dérivent. Plus tard en effet, dans les cotylédons de graines plus

avancées, une semblable distinction entre des globules d'aleurone et des vacuoles claires n'existe plus et toutes les parties du vacuome apparaissent également condensées et toutes semblables quant à leur contenu (fig. *j*). Ces vacuoles aleuriques qui se colorent maintenant en gris foncé et qui ne précipitent pas en général, mais sont fixées et colorées *in toto*, deviennent de plus en plus nombreuses à mesure que la maturation progresse ; elles sont de plus en plus rapprochées les unes des autres se déformant mutuellement par pression réciproque. L'étude vitale d'un stade de même âge confirme d'ailleurs la présence de ces vacuoles aleuriques, apparaissant en clair au sein du cytoplasme et dont le contenu peut être coloré par le rouge neutre d'une manière homogène en rouge brique foncé.

Il est facile de comprendre, à partir de ce stade, comment l'aleurone peut se constituer définitivement sous forme de globules nombreux et plus ou moins sphériques dans les cellules de la graine mûre.

Les constituants cellulaires autres que l'aleurone sont intéressants à suivre au cours de l'évolution de la graine ; il se forme assez abondamment de l'amidon au sein de chloroplastes et d'amyloplastes relativement gros, faciles à mettre en évidence dans les préparations fixées, aussi bien avec le liquide de Nawaschine qu'avec celui de Regaud. L'embryon est d'ailleurs bien coloré en vert pendant la maturation et l'observation vitale montre la présence de petits chloroplastes dans l'épiderme cotylédonnaire et de plastes plus volumineux dans les cellules de parenchyme. L'eau iodo-iodurée met en évidence, sur coupes fraîches des cotylédons, de nombreux grains d'amidon composés dans les cellules profondes du parenchyme cotylédonnaire. Bien que cet amidon soit ensuite résorbé en grande partie dans la dernière période de la maturation, il n'en reste pas moins un peu d'amidon encore dans la graine tout à fait mûre.

Le plastidome est accompagné d'un chondriome tout à fait typique, quoiqu'assez difficile parfois à mettre en évidence : il s'agit de grains et surtout de filaments très fins ou chondriocontes flexueux (fig. *i*, *j*) dispersés dans le cytoplasme. Nous n'avons constaté aucun terme de passage entre ces filaments très grêles et les plastes. Ce chondriome n'est pas conservé par le fixateur de Nawaschine.

On sait d'autre part que la graine de Soja est riche en huile et

nous avons observé que des globules lipidiques sous forme de très fines gouttelettes apparaissaient pendant la maturation de la graine au sein du cytoplasme. Ces gouttelettes d'huile s'observent vitalement et elles brunissent par l'acide osmique, mais il est nécessaire que l'osmication soit un peu prolongée. Les préparations fixées au Regaud ou au Nawaschine ne permettent pas d'observer l'huile qui est sans doute dissoute au cours des manipulations.

Pois (Pl. VII)

Nous avons suivi l'évolution du vacuome dans de jeunes embryons pendant la maturation de la graine, d'une part dans les cellules profondes du parenchyme, d'autre part dans les cellules épidermiques cotylédonnaires. Dans un cas comme dans l'autre le vacuome est représenté par de grandes vacuoles jusqu'à une date rapprochée de la maturité de la graine, mais ces vacuoles sont de plus en plus riches en substances protéiques dissoutes et leur contenu tend de plus en plus à précipiter sous forme de globules variés. Dans les cellules épidermiques les précipitations affectent souvent la forme de croissants qui épousent le contour de la vacuole (fig. *c-e*) ; ensuite ces dépôts peuvent franchir la limite des vacuoles et passer dans le cytoplasme ; on conçoit que si ces phénomènes peuvent se produire, comme il est probable, naturellement, il y aura, par ce moyen, formation de globules aleuriques en apparence indépendants mais ayant pris naissance en réalité au sein de grandes vacuoles ; très souvent, dans les derniers stades de la maturation, on observe ainsi côte à côte de grandes vacuoles se colorant encore en rouge, mais d'une teinte assez claire, et des vacuoles de petite taille plus fortement colorées dont on peut supposer qu'elles sont nées le plus souvent par précipitation et par émigration à partir de vacuoles plus grandes. Ces vacuoles globuleuses peuvent ensuite à leur tour précipiter et le contenu vacuolaire tend ainsi à se morceler en éléments de plus en plus petits. Lorsque tout le contenu colloïdal d'une grande vacuole s'est ainsi précipité au contact des parois, le suc vacuolaire restant apparaît complètement incolore (fig. *c*).

Dans les cellules profondes il en est de même et à mesure

qu'on se rapproche de la maturité, les grandes vacuoles observées ont de plus en plus tendance à précipiter, les globules formés émigrant facilement dans le cytoplasme environnant. Le contenu vacuolaire devient instable et ce caractère s'accentue progressivement. Comme d'autre part, dans les cellules de parenchyme cotylédonnaire, les grains d'amidon deviennent très nombreux et très gros, il en résulte que le vacuome dispose de moins en moins d'espace et qu'il tend à se disposer sous forme d'un réseau. Finalement le vacuome se montre sous l'aspect d'une multitude de vacuoles, souvent encore anastomosées, mais qui tendent de plus en plus à s'individualiser ; certaines de ces vacuoles peuvent renfermer des inclusions claires. Il n'est pas douteux que ce morcellement du vacuome, accompagné de précipitations, correspond à la dernière phase de l'évolution qui précède la formation des grains d'aleurone. Ainsi les grains d'aleurone dans le Pois se constituent d'une manière assez tardive dans la graine ayant atteint sa taille définitive et qui commence à se déshydrater. La disposition finale en grains d'aleurone petits, nombreux et sphériques, résulte de la phase terminale de la maturation et de la perte d'eau considérable qui l'accompagne, d'où résulte ce qu'on appelle une graine mûre à l'état de vie ralentie. Cette dernière phase correspond à un phénomène purement physique et on peut remarquer qu'elle est tellement peu indispensable qu'il est facile de faire germer des graines, sans que celles-ci soient passées à aucun moment par un état de vie ralentie.

La formation des grains d'aleurone dans le Pois est donc plus classique, si l'on peut dire, que dans le Lupin ou dans le Soja, puisque ces éléments se forment tardivement, au moment où la graine a atteint sa taille définitive et commence à se déshydrater.

Comme dans les exemples précédents, l'embryon de la graine de *Pisum* est coloré en vert pendant toute la période de maturation. Des chloroplastes d'un beau vert s'observent dans toutes les cellules épidermiques ou parenchymateuses. Ces chloroplastes élaborent de l'amidon qui devient très abondant et forme de gros grains dans les cellules profondes. Ces grains d'amidon sont d'abord très irréguliers et le plaste vert se trouve réduit bientôt à une ou plusieurs calottes qui coiffent le grain à ses extrémités (fig. *b*).

Les préparations fixées montrent, d'autre part, que l'élaboration de l'amidon est active avant que l'aleurone soit représenté (fig. *f*). Nous avons vu par ailleurs que l'embryon était chlorophyllien dans les plus jeunes stades étudiés et les chloroplastes élaborateurs d'amidon se retrouvent dans les préparations fixées où il est facile de les distinguer des chondriosomes. Ces derniers sont presque exclusivement représentés par des mitochondries granuleuses. Il apparaît toutefois que, pendant la maturation, de nouveaux plastes se différencient en amyloplastes et même peut-être en chloroplastes car, dans les préparations, tous les plastes ne sont pas au même état de développement (fig. *f*) : alors que de gros grains d'amidon sont déjà différenciés, on en voit dans la même cellule qui sont en voie de formation dans de petits amyloplastes.

Un caractère du chondriome nous paraît intéressant à signaler : alors que ce dernier est représenté à peu près uniquement par des grains, il est remarquable de constater que ces grains sont de tailles très inégales, que certains sont extrêmement petits avec tous les intermédiaires entre eux et les plus grosses granulations. Serait-on en présence d'un chondriome en train de se différencier au sein du cytoplasme ? Il n'est pas invraisemblable de le supposer. Par contre nous n'arrivons pas à croire que certaines mitochondries puissent se différencier en plastes, bien que certaines préparations semblent montrer tous les intermédiaires entre des granulations mitochondriales et de très jeunes plastes. La distinction, reconnaissons-le, est parfois délicate, sur les préparations fixées et colorées.

Lorsque la graine est âgée et se rapproche de la maturité, la plupart des grains d'amidon sont devenus très gros et leur plaste formateur n'est plus représenté, sur les préparations fixées, que par un bourrelet ou un liseré chromatique souvent très peu épais et localisé en certains points sur le pourtour du grain d'amidon (fig *k*).

Phaseolus vulgaris (Pl. VI)

Nous avons étudié diverses variétés du Haricot commun. Les grains d'aleurone, comme dans le genre précédent, se forment assez tardivement au cours de la maturation de la graine : c'est ainsi que dans les variétés de Haricot à téguments

colorés, les grains d'aleurone commencent seulement à se former au stade où les téguments montrent un début de coloration et, dans des haricots qui ont atteint leur taille adulte et qui sont donc complètement formés, il n'est pas rare d'observer encore de grandes vacuoles dans les cellules de l'embryon. Si l'aleurone, en tant que substance, s'accumule progressivement pendant la maturation, c'est seulement tout à fait en dernier lieu qu'elle se dispose sous forme de grains particuliers, sous l'influence de la déshydratation que subit alors la graine.

La formation de l'aleurone commence, dans certains cas, au moment où la graine ayant atteint sa taille définitive, la gousse qui la contient est encore très verte et, dans d'autres cas, c'est lorsque la gousse commence à jaunir et à se dessécher que les grandes vacuoles se fragmentent, se déshydratent et se résolvent finalement en des sphérules aleuriques extrêmement nombreuses (fig. *d*). Dans la période qui précède la formation des grains d'aleurone nous avons observé fréquemment, au moyen de colorations au rouge neutre, un vacuome disposé en réseau ; comme à ce stade le centre des cellules parenchymateuses est occupé généralement par de gros grains d'amidon, le réseau vacuolaire est surtout développé à la périphérie des cellules ; les filaments vacuolaires anastomosés montrent souvent sur leur trajet des précipitations, ou bien il s'est formé des globules séparés, mais la tendance du contenu cellulaire à précipiter n'est pas très marquée. Lorsque le vacuome, dans les cellules profondes du parenchyme cotylédonnaire, s'est résolu en sphérules aleuriques distinctes, celles-ci peuvent être homogènes, se colorant en rouge brique foncé, ou bien montrer une précipitation de leur contenu (fig. *d*).

En somme, l'aleurone dans la graine de Haricot en voie de maturation ne se forme pas de bonne heure, mais seulement pendant la dernière phase qui s'accompagne de dessèchement. La formation de l'aleurone résulte de la fragmentation de grandes vacuoles qui ont accumulé des substances protéiques et qui se résolvent en un très grand nombre de sphérules d'aleurone à contenu dense.

Pendant la maturation la graine de Haricot accumule de l'amidon sous forme de très gros grains qui occupent surtout la partie centrale du cytoplasme et se groupent souvent autour du noyau (fig. *a*, *b*). Ils sont formés dans des amyloplastes ou

dans des chloroplastes. Leur contour est d'abord très irrégulier dans les cellules parenchymateuses profondes et le plaste forme alors seulement une plaque ou une calotte verdâtre plaquée contre le grain d'amidon dans une région assez variable. Dans la graine ayant atteint sa taille définitive, les grains d'amidon ont régularisé leurs contours et ils ont pris généralement une forme ovalaire ; si on les observe alors sur des préparations fixées et colorées, le plaste se montre comme un bourrelet chromatique, ou un fin liseré, occupant un emplacement variable sur le pourtour du grain d'amidon (fig. *e*). Un fait assez remarquable de l'histoire des plastes au cours de la maturation des graines de haricot est la présence, à côté des chloroplastes amylifères, d'autres chloroplastes non formateurs d'amidon ; sans doute appartiennent-ils à une génération différente de plastes.

Le chondriome mériterait d'être étudié pendant cette même période de la maturation.

Faba vulgaris (Pl. VIII)

Dans la Fève les embryons des graines jeunes sont en grande parties translucides et colorés en vert. Ils deviennent ensuite opaques, blanchâtres, mais ils restent translucides dans leur région extérieure. Dans les premiers stades, toutes les cellules épidermiques et sous-épidermiques des cotylédons ont de grandes vacuoles qui fixent fortement le rouge neutre et se colorent en rouge brique, généralement sans donner lieu à des précipitations. Les grandes vacuoles sont souvent accompagnées de petites vacuoles colorables en rouge foncé. Parfois il se fait une décoloration de la grande vacuole principale, tandis que les petites vacuoles restent fortement colorées. Dans une coloration vitale prolongée, le noyau et le cytoplasme se colorent, tandis que les vacuoles sont décolorées. Enfin on peut observer une sorte de coloration vitale du noyau (légère coloration rose) tandis que les vacuoles sont encore bien colorées. Le nucléole se montre plus fortement coloré que le nucléoplasme.

Dans ces embryons jeunes de Fève, les noyaux des cellules épidermiques sont fréquemment en état de division et il n'est pas rare d'observer des colorations vitales dans les stades prophasiques : ce sont les chromosomes très allongés et contournés

du stade spirème qui se montrent colorés électivement par le rouge neutre.

Lorsqu'on étudie des graines plus développées (1 cm. lg. env.) appartenant à des gousses de 15 cm. de longueur environ, le vacuome, dans les cellules épidermiques des cotylédons, n'est plus sous forme de grandes vacuoles mais se montre divisé en vacuoles plus petites, généralement sphériques et souvent déjà très nombreuses (fig. *d*). La coloration vitale au rouge neutre se fait dans d'excellentes conditions : les vacuoles sont bien colorées et le noyau demeure incolore. C'est l'époque la plus favorable pour assister au morcellement du vacuome : ainsi, alors que dans l'épiderme externe du cotylédon la région marginale montre des cellules en voie de fragmentation, les cellules de la région centrale sont entièrement remplies de petites sphérules vacuolaires se colorant en rouge brique foncé. Le contenu de ces petites sphérules aleuriques peut précipiter sous forme de croissants rouges contre la paroi vacuolaire ou sous forme de granulations qui émigrent en dehors des vacuoles et qui ont tendance à s'agglomérer.

Dans les embryons plus âgés dont le diamètre atteint 15 à 20 mm. de long., les cellules épidermiques de la face externe des cotylédons montrent partout de petites vacuoles rondes très nombreuses, tandis qu'au-dessous d'elles les cellules sous-épidermiques en sont encore au stade des grandes vacuoles. En pratiquant une coupe transversale des cotylédons qu'on place dans le rouge neutre, la tranche se colore, mais il est difficile d'observer des cellules du parenchyme profond bien colorées vitalement. Le long des nervures, les cellules de parenchyme qui sont relativement petites ont de grandes vacuoles bien colorées. Ailleurs les cellules sont bourrées de grains d'amidon irréguliers et déjà assez gros ; leur vacuome est formé d'un assez petit nombre de vacuoles encore assez grandes ; leur contenu est instable et tend à précipiter, de sorte qu'il est rare de pouvoir observer une cellule du parenchyme profond cotylédonnaire dont le vacuome soit bien coloré sans modification.

Lorsque les cotylédons ont atteint leur taille adulte et que l'enveloppe de la graine devient un peu cartilagineuse, on constate que le vacuome a de plus en plus tendance à précipiter, en même temps la disposition des vacuoles dans les cellules profondes se modifie ; de grandes vacuoles ne sont pas rares, mais

le plus souvent il y a fragmentation en vacuoles séparées de plus en plus petites (fig. *f*) ; des réseaux vacuolaires irréguliers, colorables vitalement, occupent les espaces libres entre les grains d'amidon qui sont devenus très gros et très nombreux : on assiste en somme à la dernière phase de l'évolution du vacuome qui conduit, après déshydratation, à la formation des grains d'aleurone. Il est à noter que cette formation se produit tardivement dans la Fève, puisqu'elle s'observe seulement dans les graines d'une gousse presque mûre et qui commence à brunir et cela aussi bien dans les cellules de parenchyme que dans l'épiderme interne. L'aleurone est bien là le fruit d'une déshydratation finale du vacuome qui s'accomplit seulement dans les cotylédons d'une graine âgée ayant atteint son complet développement. C'est seulement dans l'épiderme externe des cotylédons, dont l'évolution est un peu particulière, comme nous l'avons vu, que les grains d'aleurone se forment avant que la graine n'ait atteint son plein développement. L'influence du dessèchement maturatif se fait évidemment sentir plus tôt dans cette région.

L'étude du plastidome dans la Fève, au cours de la maturation de la graine, montre que les cellules cotylédonnaires renferment des chloroplastes amylifères dès les plus jeunes stades étudiés, c'est-à-dire dans des graines qui n'ont encore que quelques millimètres de diamètre (fig. *a*). Dans les graines plus âgées les grains d'amidon, élaborés dans les cellules parenchymateuses profondes elles-mêmes par des chloroplastes, deviennent de plus en plus gros, tandis que le plaste se réduit à une calotte colorée occupant l'un des pôles du grain (fig. *f*, *i*). Dans les préparations fixées au Regaud nous avons pu suivre toutes les phases de l'élaboration de l'amidon qui est très abondant dans la Fève (fig. *g*). Finalement, autour des plus gros grains, l'enveloppe plastidaire devient moins chromatique et elle prend une teinte jaunâtre ; souvent, autour de ces grains, l'écorce plastidaire se rompt (fig. *h*).

Le chondriome dans les cotylédons de Fève avant maturité est formé de grains, de bâtonnets et de petits filaments. Souvent les grains, les bâtonnets et même les filaments montrent une petite vésicule claire et il semblerait *a priori* que cette vésicule pourrait correspondre à un grain d'amidon élaboré par le chondriosome; mais, sur les préparations traitées par l'eau iodo-

iodurée, nous n'avons trouvé à ce stade que des grains d'amidon de grande taille. Nous pensons donc que le chondriome n'est pas impliqué dans l'élaboration de l'amidon et qu'il n'y a pas d'intermédiaires entre les chondriosomes et les plastes. Nous ignorons la nature des vésicules observées sur le trajet des chondriosomes ; elles représentent sans doute un trait de la structure de ces éléments. Dans bien des cas cet aspect trompeur pourrait faire croire à la présence de leucoplastes amylifères (fig. *i*).

GERMINATION DE LA GRAINE

L'observation des grains d'aleurone dans une graine mûre est toujours très délicate par suite de l'état de dessiccation des tissus, mais, dès les premiers temps de la germination, souvent après quelques heures à peine, il est possible de mettre l'aleurone en évidence au moyen de colorations vitales au rouge neutre qui donnent généralement de très jolis résultats. Par la facilité avec laquelle s'obtiennent ces colorations vitales dans les épidermes cotylédonnaires des graines de Légumineuses, nous recommandons ces dernières en vue des démonstrations pratiques aux élèves du P. C. B. ou de la Licence. Il est peu d'objets qui se prêtent aussi bien à des colorations vitales rapides et d'une netteté parfaite.

Lupin blanc (Pl. IX)

Les cotylédons d'une graine ayant été mise à germer pendant 24 heures sont placés dans une solution de rouge neutre : au bout de quelque temps la surface des cotylédons se montre assez vivement colorée et la teinte prise est violacée pour l'épiderme interne et rosée pour l'épiderne externe, ce qui correspond évidemment à une légère différence de pH.

Dans l'épiderme externe, le rouge neutre met en évidence une quantité considérable de très petits grains d'aleurone d'un rouge vif : suivant les cellules les grains sont plus ou moins gros, mais le plus souvent leur taille ne dépasse pas 1 ou 2 μ de diamètre ; il s'agit de petites vacuoles (ou mieux grains vacuolaires) globuleuses, sphériques, se colorant fortement et d'une manière homogène ; ces éléments ne sont pas des précipitations, mais des grains d'aleurone colorés *in toto*, car ils ne sont animés d'aucun

mouvement brownien. En dehors des grains d'aleurone les cellules montrent un espace clair occupé par le noyau et, dans le cytoplasme, de fines granulations non colorées dont la nature n'a pas été déterminée. L'épiderme interne, dans les mêmes conditions, montre de nombreux grains d'aleurone colorés en violacé, mais leur taille est plus grande que dans l'épiderme externe ; certaines de ces vacuoles aleuriques peuvent renfermer une ou deux inclusions claires ; la forme et la taille de ces vacuoles est assez variée. Dans les cellules profondes les grains d'aleurone se colorent en rouge brique ou en rouge cerise : ce sont des corpuscules assez gros, pressés les uns contre les autres, de contour généralement sphérique et ayant l'aspect de vacuoles à contenu homogène et dense ; parfois le contenu de ces vacuoles est hétérogène et on y trouve des précipitations. Les vacuoles aleuriques remplissent une grande partie de la cellule et il est difficile de reconnaître la nature des autres éléments cytoplasmiques. Si l'on fait une coloration au moyen de la solution iodo-iodurée, l'aleurone prend une teinte rouge acajou foncé et il n'apparaît pas qu'il y ait, dans ces premiers stades de la germination, de grains d'amidon dans le cytoplasme. Comme nous le verrons ils se forment assez abondamment plus tard.

Lorsque la germination s'avance et que les cotylédons s'étalent, ils verdissent fortement, surtout du côté de la face interne, et ils se comportent à la manière de feuilles assimilatrices. Les cellules parenchymateuses possèdent alors des vacuoles plus ou moins grandes dérivant des grains d'aleurone primitifs : ces vacuoles conservent pendant assez longtemps un contenu protéidique abondant qui prend une coloration brunâtre avec le réactif iodé. Le suc vacuolaire se dilue peu à peu en même temps que la présence de grandes vacuoles devient à peu près générale dans toutes les cellules cotylédonnaires. Ces vacuoles peuvent être facilement colorées en rouge par le rouge neutre. Il apparaît donc, sans conteste, que les grains d'aleurone, au cours de la germination du Lupin se transforment en vacuoles à contenu de plus en plus dilué et que ces vacuoles, en fusionnant entre elles, donnent le vacuome des cellules de l'embryon. Il ne fait pas de doute pour nous que les vacuoles des diverses cellules de la plantule tirent leur origine de la liquéfaction progressive des grains d'aleurone présents dans la graine à l'état de vie ralentie.

Dans le Lupin blanc les cotylédons, jaunes tout d'abord, verdissent rapidement à la germination et en premier lieu du côté interne, aussi est-il intéressant de suivre l'origine des chloroplastes au cours de cette période. Or dans les cellules épidermiques on voit bientôt de petits plastes globuleux vert-pâle à contours mal définis ; ils élaborent encore très peu d'amidon dans les premiers temps de la germination. C'est seulement après deux ou trois jours de germination que l'on peut relever la présence de quelques grains d'amidon dans certaines cellules périphériques des cotylédons.

En étudiant des stades plus jeunes, en particulier après seulement 24 heures de germination, il est difficile de se rendre compte s'il existe des plastes au milieu des grains d'aleurone très nombreux qui remplissent les cellules. Cependant, après une coloration vitale au rouge neutre dans les cellules épidermiques, on s'aperçoit que tous les éléments granuleux observés dans le protoplasme n'appartiennent pas au vacuome, car il reste toujours un certain nombre de grains, non colorés vitalement, qui sont de la taille des grains d'aleurone ou un peu plus petits et qui peuvent sans doute représenter des leucoplastes. Le cytoplasme, par ailleurs, renferme, dans le Lupin, de très petites granulations, non colorables vitalement et qui pourraient peut-être correspondre à des mitochondries granuleuses ou à de très petites gouttelettes d'huile. Il semble en effet que l'huile soit abondante dans la graine mûre du Lupin blanc et dans les premiers stades de la germination.

Dans les germinations avancées, par contre, l'amidon est abondant dans toute la moitié interne du cotylédon, celle qui est la plus verte et les cellules renferment de petits chloroplastes amylifères. Dans les préparations fixées par le Regaud et colorées on voit que les plastes vont en diminuant progressivement de taille à mesure qu'on s'éloigne de l'assise épidermique et finalement le plastidome n'est plus formé, dans les cellules parenchymateuses internes, que par des grains dont la taille n'est pas supérieure à celle des mitochondries. Il se fait ainsi une différenciation progressive, vers l'extérieur, de petits leucoplastes, en chloroplastes et en amyploplastes.

Le chondriome est difficile à mettre en évidence dans le Lupin blanc dans les préparations fixées : il paraît être formé surtout de mitochondries granuleuses très petites.

Pois, Haricot, Fève (Pl. VI-VIII)

Dans le Pois on peut réaliser d'excellentes colorations vitales des grains d'aleurone après quelques heures seulement de germination. La graine débarrassée de ses téguments est placée pour cela dans une solution de rouge neutre. L'épiderme externe des cotylédons ne se colore pas ou se colore mal, car il s'agit, semble-t-il, de cellules mortes en majorité, mais les cellules situées au-dessous fixent bien le rouge neutre et montrent de nombreux grains d'aleurone petits et globuleux qui se détachent en rouge sur le fond cellulaire. Des plastes verts et de l'amidon sont bien visibles également. Si l'on veut obtenir la coloration vitale des grandes cellules du parenchyme cotylédonnaire il suffit de placer dans la solution de rouge neutre un cotylédon coupé transversalement : dans ce cas de nombreuses cellules fixent le colorant vital sur la tranche du cotylédon et l'observation montre les grains d'aleurone sphériques, très nombreux, pressés les uns contre les autres et occupant les intervalles entre les gros grains d'amidon. Il est donc possible de se faire une idée de la disposition de l'aleurone dans l'embryon de la graine mûre en observant vitalement les tout premiers stades de la germination, alors qu'une hydratation, encore très modérée, n'a pas apporté beaucoup de changements et que les grains d'aleurone apparaissent simplement gonflés. Très vite d'ailleurs, soit dans l'épiderme (fig. *h.*, Pl. VII), soit dans les cellules parenchymateuses, les grains d'aleurone formés par une substance demi-fluide et avide d'eau, s'étirent en filaments ou s'unissent en réseau (fig. *m*) ; en même temps leur contenu a tendance à précipiter de façons variées. A certains stades de la germination on peut voir ainsi de très jolis réseaux se colorant en rouge, dans les cellules parenchymateuses cotylédonnaires : ces réseaux serpentent dans les intervalles entre les grains d'amidon. Dans d'autres cellules les grains d'aleurone restent longtemps à l'état de vésicules indépendantes de tailles inégales et, d'une manière générale, la transformation en grandes vacuoles n'a lieu que dans les stades de la germination avancée.

Il nous paraît inutile de reprendre cette description pour des graines de Haricot ou de Fève en germination, car l'étude du vacuome au moyen de colorations vitales donne sensiblement

les mêmes résultats que pour la graine de Pois. Dans les cellules épidermiques cotylédonnaires du Haricot, les graines d'aleurone sont, dans les premiers stades de la germination, extrêmement petits et nombreux (fig. *f*, Pl. VI). L'épiderme interne des cotylédons de Haricot est particulièrement facile à étudier par coloration vitale, car il se détache facilement par lambeaux des cellules sous-jacentes. La manipulation, très facile à exécuter et très démonstrative, peut être recommandée pour des travaux pratiques d'élèves. Dans le Haricot, comme dans la Fève, les grains d'aleurone demeurent assez longtemps pendant la germination à l'état de sphérules indépendantes, et ce n'est que dans les stades avancés qu'ils fusionnent entre eux pour donner de grandes vacuoles liquides.

Il nous reste à donner une idée de l'évolution du plastidome et du chondriome dans ces graines au cours de leur germination. Cette évolution n'est pas vraiment compliquée, surtout si l'on prend soin de distinguer soigneusement ce qui revient aux mitochondries et aux plastes. Le plastidome correspond, en partie, aux amyloplastes développés autour des gros grains d'amidon de la graine mûre et qui se retrouvent au moment de la germination. Dans le Haricot et dans la Fève ces amyloplastes ne verdissent pas, mais demeurent sous forme d'un mince revêtement, localement épaissi en calotte, autour des corpuscules amylacés. Le verdissement des cotylédons, qui peut être assez intense dans ces graines en germination, est dû, non à ces amyloplastes, mais à une génération différente de chloroplastes, surtout développés dans les cellules externes et qui peuvent élaborer de petits grains d'amidon composés (fig. *h*, *i*, Pl. VI). Dans le Pois, au contraire, certains amyloplastes qui enveloppent les grains d'amidon de réserve verdissent dès les premiers stades de la germination (les cotylédons de la graine mûre sont déjà souvent eux-mêmes chlorophylliens) et ils se présentent comme des chloroplastes, au moins dans les cellules les plus extérieures des cotylédons. Ceci s'observe dans les premiers moments de la germination alors que le verdissement est bien marqué : mais peu à peu cette coloration disparaîtet les cotylédons deviennent incolores ou jaunâtres et, dans ce cas, les amyloplastes ressemblent exactement à ceux de Haricot. Il existe d'ailleurs également, chez le Pois, une génération différente d'amyloplastes, surtout observables autour des noyaux,

et qui élaborent de plus petits grains d'amidon, pendant que les gros grains amylacés de réserve subissent progressivement l'amylolyse. Or, ces amyloplastes verdissent également et deviennent de petits chloroplastes. Nous allons examiner la question de plus près, car nos observations diffèrent sur ce point de celles d'un élève de GUILLIERMOND, LI KOUÉ TCHANG.

Si l'on en croit cet auteur, une partie des grains d'amidon de réserve dans le Pois seraient entourés par une écorce plastidaire susceptible de verdir au moment de la germination et de régénérer un chloroplaste pendant que le grain d'amidon serait résorbé. Le chloroplaste régénéré élaborerait ensuite de petits grains d'amidon composés. La première partie de cet énoncé se vérifie et, comme nous venons de l'indiquer, les gros corps amylacés des cotylédons de Pois apparaissent souvent, à la germination, entourés d'une écorce plastidaire chlorophyllienne ; mais cette évolution en chloroplastes ne semble affecter qu'un nombre restreint d'amyloplastes et d'autre part nous ne pouvons pas affirmer que ceux qui subissent cette transformation « régénèrent un chloroplaste pendant que le gros grain d'amidon serait résorbé » : en effet ces chloroplastes ne tardent pas à se décolorer et cela bien avant que l'amidon ne soit résorbé ; d'autre part, nous avons constaté que des chloroplastes indépendants des gros grains d'amidon, mais rattachés à des vésicules et à de très petits grains amylacés apparaissent pendant cette période et nous ne saurions les considérer comme dérivés d'écorces plastidaires régénérées après la résorption de l'amidon, car leur apparition est très précoce et elle coïncide avec les premiers jours de la germination, alors que la digestion des plus gros grains d'amidon des cellules externes des cotylédons n'a pas même commencé. Ces chloroplastes en relation avec des vésicules amylifères peuvent, à première vue, correspondre soit à de petits amyloplastes dont les grains d'amidon, par suite de leur petite taille, auraient été les premiers dissous à la germination, soit à des plastes amylifères en voie d'élaborer des grains d'amidon nouveaux. Nous avons hésité tout d'abord entre ces deux interprétations possibles : la présence de vésicules incolores dans lesquelles s'observe souvent un minuscule grain d'amidon semblerait indiquer un stade d'amylolyse ; cependant, comme ces amyloplastes se voient déjà, dans les cellules sous-épidermiques cotylédonnaires notamment, après seulement 20 heures de ger-

mination, il paraît difficile d'admettre une digestion aussi précoce de grains d'amidon d'une certaine importance. Nous pensons donc qu'il peut s'agir d'une élaboration de petits grains d'amidon de nouvelle formation. D'ailleurs, au bout de 6 heures seulement de germination, les plastes existent parfois déjà et ils sont bien colorés en vert tandis que l'amidon fait défaut à leur intérieur. Il n'est donc pas douteux qu'ils préexistent sous forme de petits chloroplastes dans la graine mûre avant toute germination. Par conséquent, ces petits chloroplastes, nettement indépendants des gros grains d'amidon, qui coexistent à côté d'eux dans les mêmes cellules, ne sauraient être considérés comme des chloroplastes régénérés après la dissolution de ces grains et le verdissement de leur écorce plastidaire.

Nous avons fait quelques observations sur les préparations fixées de cotylédons à divers stades de la germination et nous avons pu vérifier la présence d'une écorce plastidaire autour des plus gros grains d'amidon. Dans les stades de germination avancée, cette écorce se montre souvent discontinue, sous forme de lambeaux chromatiques ne paraissant pas réunis entre eux (fig. *k*, Pl. VI). Enfin, autour des noyaux principalement, on observe des plastes amylifères de petite taille dont la forme est généralement en fuseau. Ce sont évidemment ceux dont nous avons déjà noté la présence *in vivo*. Dans cette région périnucléaire on observe aussi des plastes filamenteux, contournés (fig. *j*, Pl. VII). Nous admettrions volontiers que ces plastes puissent provenir de certaines écorces plastidaires qui se détacheraient des gros grains d'amidon au cours de la digestion de ces derniers. Dans ce cas il n'y aurait pas impossibilité d'une régénération de ces plastes, mais la preuve n'en est pas facile à fournir. Le chondriome, dans les cellules cotylédonnaires, se montre abondant et constitué par un ensemble de grains, de petits bâtonnets et de très minces filaments (fig. *j*, Pl. VII). Ces chondriosomes ne semblent avoir aucune relation avec le système des plastes.

Dans le Haricot, au début de la germination, les cellules cotylédonnaires renferment de gros grains d'amidon dont l'enveloppe plastidaire est incolore et ne verdit pas dans la suite. Cette enveloppe plastidaire, bien que plus difficile à mettre en évidence que dans le Pois, existe néanmoins, contrairement à ce que dit Li Koué Tchang, même autour des plus gros corps amylacés

des cellules profondes, sous forme d'un liseré ou d'une calotte qui fixe l'hématoxyline dans les préparations (fig. *k*, *l*, Pl. VI). A côté s'observent, surtout dans les cellules parenchymateuses périphériques des cotylédons et aussi dans l'épiderme, de petits plastes globuleux produisant des grains d'amidon composés. L'observation vitale montre qu'il s'agit de petits chloroplastes qui se développent pendant la germination et verdissent à mesure que la germination s'avance. La présence de *grana* colorés permet d'ailleurs de reconnaître leur véritable nature dans les préparations fixées. Certains plastes forment aussi des grains d'amidon simples. Par conséquent, dans le Haricot, les cotylédons qui, contrairement à ceux du Pois étaient incolores ou jaunâtres dans la graine mûre, verdissent au cours de la germination, grâce au développement et à la multiplication de petits amylochloroplastes qui n'ont pas de rapport avec les gros grains d'amidon de réserve. Leur origine est facile à préciser, car on les trouve déjà dès les premières heures de la germination sous forme de leucoplastes ou d'amyloplaste souvent très nombreux (fig. *h*, Pl. VI) (1).

Le chondriome, dans les cellules cotylédonnaires du Haricot germé, est très remarquable : il est formé de grains minuscules ou de très courts bâtonnets qui sont abondants à l'intérieur du cytoplasme. Nous n'avons vu aucune relation entre ces chondriosomes et les amylo-chloroplastes.

En résumé, dans le Haricot, les gros grains d'amidon de réserve montrent encore une écorce plastidaire très réduite, mais sidé-

(1) L'apparition de ces plastes globuleux n'est pas immédiate mais elle n'en est pas moins très frappante. Dans la graine mise à germer, pendant les premières heures, les cellules épidermiques cotylédonnaires apparaissent bourrées de grains d'aleurone, mais aucun plaste ne peut être reconnu, sauf dans les cellules stomatiques. Au bout d'une dizaine d'heures, après une coloration vitale de l'aleurone par le rouge neutre, il est parfois possible d'observer, parmi les grains d'aleurone colorés, de petits grains, assez rares, demeurés incolores, qui correspondent sans doute à des leucoplastes. Enfin, après 20 h., le tableau change et il devient facile d'observer vitalement, dans toutes les cellules épidermiques cotylédonnaires, des plastes globuleux incolores, muriformes par suite de la présence à leur intérieur de petites inclusions réfringentes ; une coloration par l'alcool iodé colore les petites granulations en brun, mais le plaste, fragile à ce stade, se détruit rapidement ; ce n'est qu'un peu plus tard qu'il devient facile de fixer ces petits amyloplastes et de caractériser l'amidon à leur intérieur d'une manière indiscutable.

rophile, pendant la germination. Cette écorce ne semble jouer aucun rôle. Il n'est pas absolument exclu toutefois qu'elle puisse se détacher par lambeaux, pendant la digestion de l'amidon et redonner des plastes actifs. Les petits chloroplastes qui apparaissent pendant le verdissement des cotylédons ne dérivent pas de chondriocontes, comme le suppose Li Koué Tchang, mais de petits leucoplastes globuleux ou d'amyloplastes qui peuvent être mis en évidence de très bonne heure dès les premiers temps de la mise en germination, donc qui sont, suivant toute probabilité, déjà présents dans la graine mûre, à l'état de vie ralentie.

Les cotylédons de la graine mûre de Haricot renferment donc, d'une part des amyloplastes enveloppant les gros grains d'amidon de réserve et dont la carrière est semble-t-il terminée, et d'autre part de petits leucoplastes ou amyloplastes globuleux qui verdissent et qui élaborent de petits grains d'amidon pendant la germination.

Le Soja (Pl. IX, fig. *i-j*).

La germination du Soja présente un caractère remarquable dans le verdissement rapide et bientôt intense des cotylédons. Lorsque l'axe hypocotylé s'allonge et que les cotylédons soulevés s'étalent, ces derniers présentent une coloration d'un vert foncé et tout fait penser qu'ils sont le siège d'une active photosynthèse. Si l'on pratique une coupe dans les cotylédons, on voit que la plupart des cellules, sinon toutes, renferment de nombreux chloroplastes ; d'autre part l'amylogénèse est active pendant cette période et l'on reconnaît, en général, plusieurs grains d'amidon de petite taille dans chacun des chloroplastes.

L'étude de l'aleurone peut être poursuivie au cours de la germination au moyen de colorations vitales au rouge neutre. On voit que, dans les tout premiers stades, l'aleurone constitue, dans chaque cellule des cotylédons, des vésicules pressées les unes contre les autres et renfermant une abondante matière protéique : ces vacuoles aleuriques se colorent en rose par le rouge neutre. Elles se transforment assez rapidement en grandes vacuoles en fusionnant entre elles ; en même temps leur contenu se dilue et s'appauvrit en substancee protéiques. Au bout de sept ou huit jours, la matière protéique de réserve semble

avoir à peu près complètement disparue et les cellules cotylédonnaires renferment de grandes vacuoles qui se colorent vitalement d'une teinte plus pâle et sans donner lieu à des précipitations.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Après avoir étudié quelques graines de Papilionacées (Pois, Haricot, Fève, Lupin, Soja) pendant la maturation et au cours de la germination, nous pouvons résumer ainsi les principaux résultats obtenus au sujet de l'aleurone et des constituants cytoplasmiques observés dans les cotylédons de l'embryon.

Aleurone. — L'évolution de l'aleurone se rattache directement à celle de l'appareil vacuolaire (vacuome) et ne saurait en être séparée. Cette étude prouve, à l'évidence, que les grains d'aleurone se constituent aux dépens du vacuome pendant la maturation, de telle sorte que cet appareil disparaît entièrement dans la graine mûre pour faire place aux réserves albuminoïdes de cet organe desséché. De même, pendant la germination, les vacuoles de la plantule se reforment par hydratation, dissolution et fusion des grains d'aleurone les uns avec les autres.

La liquéfaction progressive des grains d'aleurone et leur transformation en vacuoles dans la plantule germée se montre partout assez uniforme. Les différences constatées d'un tissu à l'autre ou d'une espèce à l'autre tiennent surtout à la plus ou moins grande rapidité de l'évolution en vacuoles et de la mobilisation des réserves. D'une manière générale, l'évolution est plus rapide dans les cellules périphériques que dans les cellules profondes des cotylédons, ce qui semble conditionné par une arrivée de l'eau plus facile et plus prompte. D'autre part, suivant l'état des matériaux divers renfermés dans les cellules conjointement avec l'aleurone (amidon en particulier), les vacuoles aleuriques peuvent, après s'être gonflées, fusionner entre elles par contact latéral, ou donner naissance à des cordons ou à des réseaux vacuolaires. Enfin, à mesure que les matières albuminoïdes de réserve se diluent, elles peuvent donner lieu à des précipitations ou à des coacervats nés dans l'intérieur des vacuoles, mais qui peuvent s'appliquer contre les parois vacuolaires ou même émigrer dans le protoplasme avoisinant.

L'évolution du vacuome en grains d'aleurone au cours de la maturation, peut se présenter, par contre, avec des caractères assez différents dans les Lupins, le Soja, le Pois, d'une part et dans le Haricot et la Fève d'autre part. Dans les premières graines et surtout dans les Lupins et dans le Soja, l'accumulation de réserves albuminoïdes à l'intérieur du vacuome peut avoir lieu de bonne heure et bien avant la déshydratation finale qui caractérise la maturité. Il en résulte que dans les cellules cotylédonnaires de l'embryon des globules aleuriques peuvent apparaître au sein de grandes vacuoles liquides par précipitation ou par coacervation. Ces globules pouvant se manifester dans des cellules qui sont encore au stade de grandes vacuoles liquides et pouvant d'autre part s'isoler de ces vacuoles, on pourrait croire, dans certains cas, à leur indépendance au sein du protoplasme. Ce n'est là cependant qu'une fausse apparence et d'ailleurs les globules aleuriques ainsi formés ne sont pas encore de véritables grains d'aleurone : ceux-ci ne s'établissent, avec leurs caractères définitifs, qu'après la déshydratation finale qui précède l'état de maturité et le réalise. On peut dire, toutefois, que dans les Lupins, dans le Soja et à un moindre degré, dans le Pois, les grains d'aleurone ne résultent pas, à proprement parler, d'une fragmentation d'un appareil vacuolaire en éléments séparés et d'un dessèchement subséquent, mais qu'ils se constituent par l'accumulation de matériaux albuminoïdes dans le vacuome et par des précipitations successives dans les vacuoles jusqu'à ce que celles-ci soient entièrement employées à leur formation.

Dans le Haricot et dans la Fève, la formation de l'aleurone répond à un type plus classique. En effet, si l'aleurone en tant que substance, s'accumule progressivement pendant la maturation, c'est seulement tout à fait en dernier lieu qu'elle se dispose sous forme de grains particuliers. Les précipitations sous forme de globules jouent un moindre rôle et la fragmentation du vacuome en éléments vacuolaires nombreux et distincts suivie d'une déshydratation ultérieure de ces éléments assure finalement l'établissement de grains d'aleurone nombreux et séparés dans la graine mûre. Cette fragmentation et cette déshydratation se fait assez souvent avec passage par un stade de réseau vacuolaire dans les cellules cotylédonnaires profondes gorgées d'amidon.

Plastes et chondriosomes. — L'étude que nous avons faite des constituants cytoplasmiques est moins complète que celle de l'aleurone, néanmoins elle nous a permis de faire quelques constatations intéressantes. Pendant la maturation des graines de toutes ces Papilionacées l'embryon se montre bien coloré en vert et les chloroplastes sont abondants dans les tissus cotylédonnaires. Les plus jeunes stades étudiés sont chlorophylliens et l'on est en droit de supposer que les très jeunes embryons, que nous n'avons pas spécialement étudiés, sont riches eux-mêmes en chloroplastes. Ces derniers montrent généralement une belle structure granuleuse dans les préparations fixées et colorées. Nous avons suivi la formation de l'amidon au sein des chloroplastes et nous avons constaté que les grains d'amidon, au cours de la maturation, présentaient des formes très irrégulières sans que ce fait se montre en relation bien évidente avec la disposition des calottes plastidaires colorées en vert. Le chondriome, généralement abondant, se présente sous la forme de grains très petits, ou de filaments très minces, sans termes de comparaison avec la lignée des plastes en général. Cependant, à certains stades, dans les cotylédons du Pois, les chondriosomes et les petits amyloplastes pourraient être facilement confondus entre eux, car ils ne se distinguent guère ni par la taille ni par leurs propriétés chromatiques.

Il est à souligner que dans le Pois et dans le Haricot et probablement ailleurs, il existe pendant la maturation, à côté des chloroplastes formateurs des gros grains d'amidon de réserve, d'autres plastes (chloro ou amyloplastes) de petite taille qui semblent se continuer jusque dans la graine mûre et que nous retrouvons sans doute à la germination. Cette génération différente de plastes ne doit pas être confondue avec des chondriosomes.

Si les plastes semblent toujours dériver de plastes préexistants, il n'en est peut-être pas exactement de même pour les mitochondries, car nous avons observé des préparations où il semblait qu'on puisse trouver tous les intermédiaires entre des granulations chromatiques minuscules, à la limite de la visibilité et des chondriosomes d'une taille normale. Il faut noter aussi que, dans la Fève, des grains, des bâtonnets et même des filaments mitochondriaux peuvent présenter une petite vésicule claire de nature inconnue ce qui pouvait faire croire à une élaboration d'amidon.

Pendant la germination de ces différentes graines nous retrouvons un plastidome et un chondriome qui correspondent évidemment, avec quelques modifications dans l'intervalle, à ceux que nous avions observés à la fin de la période de maturation. La distinction que nous avions pu faire entre deux catégories de plastes, ceux qui entourent les gros grains d'amidon de réserve et d'autres beaucoup plus petits (leucoplastes ou chloroplastes), dont le rôle est différent, se retrouve dès les premiers temps de la germination. C'est ainsi qu'après un ou deux jours de germination il est possible de constater, dans presque toutes les graines étudiées, l'apparition de petits leucoplastes ou amyloplastes qui élaborent généralement des grains d'amidon multiples et très petits. Ces amyloplastes ne tardent pas, en général, au moins dans les assises externes des cotylédons, à verdir et à se transformer en petits chloroplastes. Dans le Pois, la chlorophylle se maintenant dans la graine mûre, à l'état de vie ralentie, c'est dès les premières heures de la mise en germination qu'on peut voir de petits amylo-chloroplastes dans les cellules cotylédonnaires épidermiques. En outre, dans cette espèce, l'écorce plastidaire d'un certain nombre de gros grains d'amidon de réserve peut verdir également ; mais nous n'avons pas observé que le chloroplaste ainsi formé pouvait être, comme on l'a soutenu, conservé et régénéré après la dissolution de l'amidon. La disparition de l'amidon de réserve se produit en effet assez lentement et les cotylédons, après avoir verdi, ne tardent pas à se décolorer lorsque la germination s'avance.

Dans le Haricot et dans la Fève les grains d'amidon de réserve des cotylédons sont entourés, pendant la germination, d'une écorce plastidaire très mince, difficile à mettre en évidence et qui ne verdit pas. Cette écorce plastidaire semble avoir terminé son rôle et nous ne pensons pas non plus qu'elle puisse régénérer un plaste dont l'activité reprendrait. Le verdissement des cotylédons du Haricot germé est dû au développement d'une autre génération de plastes qui élaborent des grains d'amidon multiples. Comme l'origine de cette lignée peut être suivie au bout de quelques heures de germination, il y a tout lieu de penser qu'elle dérive de petits plastes existants déjà dans la graine mûre.

Les petits amyloplastes à grains d'amidon composés du Haricot et du Pois, dérivant, suivant toute vraisemblance, de plastes préexistants dans la graine mûre, il n'y a pas lieu de faire inter-

venir le chondriome dans leur formation comme l'ont fait certains auteurs. Les chondriosomes qui sont abondants dans les cellules cotylédonnaires des plantules germées sont représentés par des grains, des bâtonnets et des filaments bien distincts du système des plastes.

Dans le Lupin et dans le Soja, où la graine mûre ne renferme pas de grains d'amidon de réserve, l'amylogénèse est active dès les premiers jours de la germination et la chlorophylle apparaît également de bonne heure. Le fait que des amyloplastes globuleux, à grains d'amidon multiples, apparaissent très tôt dans les cotylédons de la plantule nous fait supposer qu'ils résultent de la différenciation de petits leucoplastes conservés dans la graine mûre à l'état de vie ralentie.

BIBLIOGRAPHIE

BEAUVERIE. — Contribution à l'étude des grains d'aleurone et particulièrement des globoïdes. *Ann. Sc. Natur. Bot.*, 1908.

BELZUNG (E.). — Marche totale des phénomènes amylochlorophylliens *Journ. Bot.*, 1895, **9**, 32-72 et 181-189.

DANGEARD (P.). — L'évolution des grains d'aleurone en vacuoles ordinaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1921, **172**, 995.

— L'évolution des grains d'aleurone en vacuoles ordinaires pendant la germination du Pin maritime. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1921, **21**, 223-230.

— Sur la formation des grains d'aleurone dans l'albumen du Ricin. *C. R. Ac. Sc.*, 1921, **173**, 857.

— Sur l'évolution des grains d'aleurone du Ricin pendant la germination. *Ibid.*, 1921, **173**, 1401.

— Sur l'origine des vacuoles aux dépens de l'aleurone pendant la germination des Graminées. *Ibid.*, 1922, **174**, 319.

— Recherches de biologie cellulaire. *Le Botaniste*, 1923, **15**, 1-267.

— L'origine des grains d'aleurone chez quelques Légumineuses. *C. R. Ac. Sc.*, 1944, **219**, 492.

GUILLIERMOND (A.). — Recherches cytologiques sur la germination des graines de Graminées et contribution à l'étude des grains d'aleurone. *Arch. Anat. microsc.*, 1908, **10**, 9-43.

— Remarques sur la cytologie de l'albumen de Ricin ; origine et évolution des grains d'aleurone. *C. R. Ass. fr. avanc. Sc.*, Rouen, 1921.

— Origine et évolution des vacuoles dans la cellule végétale et grains d'aleurone. *C. R. Soc. Biol.*, 1921, **85**, 1033.

Li Koué Tchang. — Sur quelques particularités de l'évolution des plastes. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1924, **24**, 656-666.

Lüdtke (F.). — Beiträge zur Kenntniss der aleuronkörner. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1889, **21**, 62-123.

Mottier (D. M.). — On certain plastids, with special reference to the protein bodies of *Zea*, *Ricinus* and *Conopholis*. *Ann. of Bot.*, 1921, **35**, 349-364.

Pfeffer (W.). — Untersuchungen über Proteinkörner. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1872, **8**, 429.

Rendle (A. B.). — On the development of aleurone grains in the Lupin. *Ann. of Bot.*, 1888, **2**, 161.

Somon (E.). — Observations sur les plastes amylifères de Haricot, Cytise et Ricin au cours du développement de la graine et pendant sa germination. Thèse Paris, 1945, 287 p. dactyl.

Vouk (V.). — Ueber den plastidogenen Ursprung der Aleuronkörner. *Acta Bot. Inst. Bot. Univ. Zagreb*, 1925, **1**, 37-43.

Vries (H. de). — Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1885, **16**, 465.

Wakker (J. H.). — Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen. *Ibid.*, 1888, **19**, 423-496.

Werminski (F.). — Ueber die Natur der Aleuronkörner. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1888, **6**, 199.

Wieler (A.). — Die feinere Bau der Aleuronkörner und ihre Entstehung. *Protoplasma*, 1943, **38**, 21-63.

PLANCHE VI

Phaseolus vulgaris

FIG. *a.* — Cellule du parenchyme cotylédonnaire d'une graine avant maturation (*in vivo*) ; il n'y a pas encore d'aleurone, mais seulement des grains d'amidon de formes variées (*am*). × 600.

FIG. *b.* — Cellule d'un état un peu plus avancé colorée vitalement par le rouge neutre. × 600.

FIG. *c.* — Cellule plus évoluée encore montrant le vacuome coloré par le rouge neutre sous forme de filaments plus ou moins anastomosés. × 600.

FIG. *d.* — Fragment du vacuome dans une grande cellule du parenchyme cotylédonnaire au stade précédent la formation des grains d'aleurone (sphérules, avec précipités, ou réseaux). × 600.

FIG. *e.* — Amyloplastes et chloroplastes tels qu'ils se présentent dans les cellules externes des cotylédons avant maturité. × 1.500.

FIG. *f.* — Cinq cellules de l'épiderme externe du cotylédon d'une graine venant de germer (coloration vitale au rouge neutre). × 1.500.

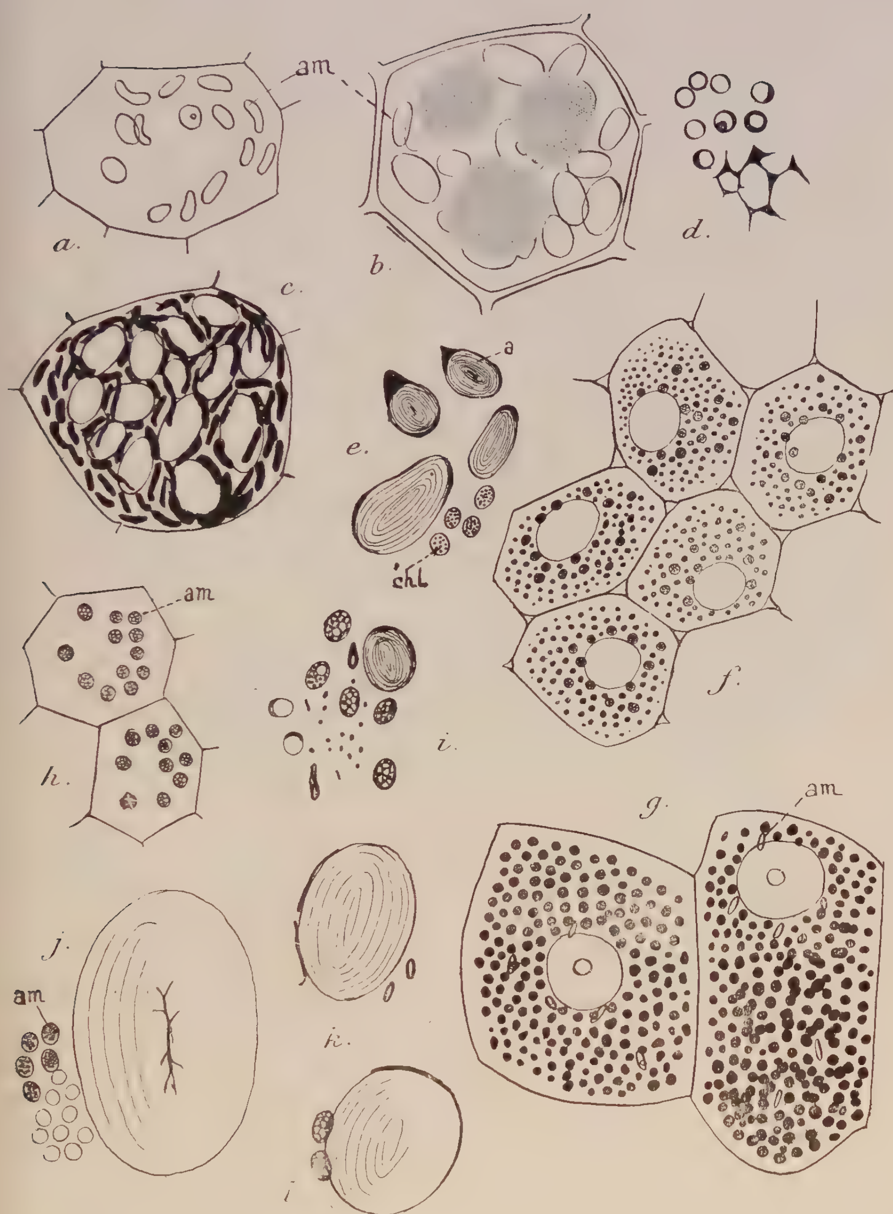
FIG. *g.* — Deux cellules de l'épiderme interne du cotylédon d'une graine ayant été mise à germer pendant quelques heures (coloration vitale au rouge neutre). × 1.500.

FIG. *h.* — Deux cellules de l'épiderme externe du cotylédon au début de la germination. Les grains d'aleurone ont conflué en de grandes vacuoles et il est apparu des plastes amylifères globuleux (*am*). × 1.500.

FIG. *i.* — Amyloplastes, chloroplastes et mitochondries dans une cellule cotylédonnaire d'une germination avancée (Regaud). × 1.500.

FIG. *j.* — Gros grains d'amidon et petits amyloplastes globuleux dans une cellule parenchymateuse cotylédonnaire au début de la germination (*in vivo*). × 1.500.

FIG. *k*, *l.* — Grains d'amidon entourés par une écorce plastidaire qui a tendance à se détacher ; au voisinage chloroplastes globuleux (Graine germée, Regaud). × 1.500.



Haricot.

PLANCHE VII

Pisum sativum

FIG. *a.* — Cellule épidermique interne d'un cotylédon de Pois avant maturité (coloration vitale au rouge neutre) (*chl*, chloroplaste). × 1.500.

FIG. *b.* — Formes particulières des amylo-chloroplastes des cellules cotylédonnaires d'une graine presque adulte (*a*, amidon). × 1.500.

FIG. *c.* — Cellule sous-épidermique du cotylédon avant maturité, colorée vitalement par le rouge neutre ; on note des précipitations diverses sur le pourtour de la grande vacuole décolorée et des chloroplastes (*chl*). × 1.500.

FIG. *d*, *e.* — Aspects divers des précipités sur le pourtour d'une grande vacuole colorée par le rouge neutre. Les précipités ainsi formés peuvent se détacher sous forme de calottes (d_1, e_1) × 1.500.

FIG. *f.* — Le noyau entouré des éléments cytoplasmiques dans une cellule d'un cotylédon jeune avant maturité (Regaud). × 1.500.

FIG. *g.* — Cellule sous-épidermique du cotylédon au début de la germination (coloration vitale au rouge neutre) (*a*, amidon). × 1.500.

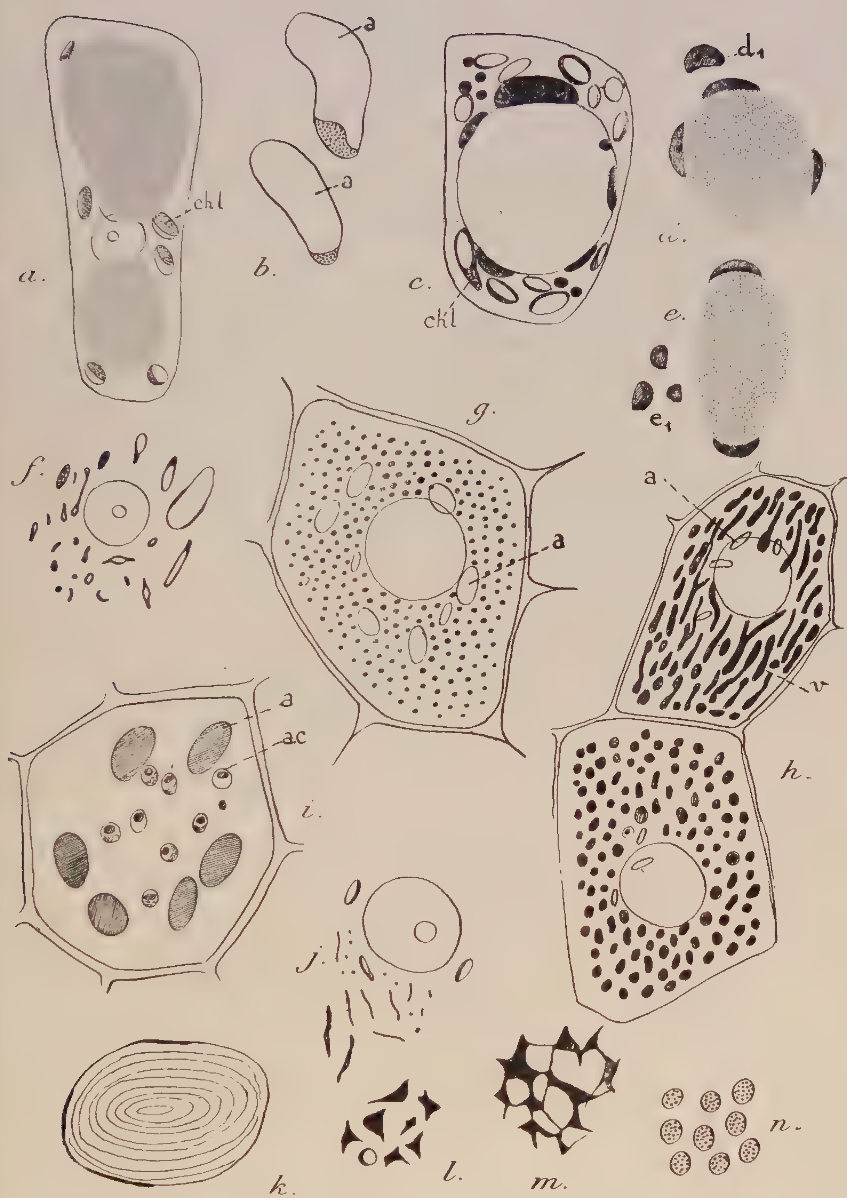
FIG. *h.* — Deux cellules épidermiques du cotylédon d'une graine au début de la germination (coloration vitale au rouge neutre) (*a*, amidon ; *v*, vacuoles). × 1.500.

FIG. *i.* — Cellule épidermique du cotylédon au début de la germination (*in vivo*). L'aleurone n'est pas représenté (*a*, amidon ; *a-c*, amylo-chloroplastes). × 1.500.

FIG. *j.* — Le noyau entouré des éléments cytoplasmiques dans une cellule du cotylédon d'une germination avancée (Regaud). × 1.500.

FIG. *k.* — Un gros grain d'amidon entouré par une enveloppe plastidaire en apparence discontinue (germination avancée, Regaud). × 1.500.

FIG. *l*, *m*, *n.* — Divers états du vacuome dans les cellules profondes cotylédonnaires (coloration vitale, rouge neutre). × 1.500.



Pisum.

PLANCHE VIII

Faba vulgaris

Fig. *a.* — Deux cellules épidermiques des cotylédons d'un très jeune embryon (color. vit. au rouge neutre). × 1.500.

Fig. *b.* — Trois cellules épidermiques externes d'un cotylédon plus âgé montrant la subdivision du vacuome en sphérules (color. vit. au rouge neutre). × 1.500.

Fig. *c.* — Cellule épidermique interne d'un cotylédon avant maturité montrant l'aspect du contenu vacuolaire précipité en dehors des grandes vacuoles (color. vit. au rouge neutre). × 1.500.

Fig. c_1. — Aspect plus grossi des précipitations sur le pourtour externe de la vacuole.

Fig. *d.* — Deux cellules épidermiques externe d'un cotylédon presque mûr montrant les grains d'aleurone colorés vitalement. × 1.500.

Fig. *e.* — Portion du réseau vacuolaire disposé autour des grains d'amidon dans une cellule du parenchyme cotylédonnaire (color. vit. au rouge neutre). Environ × 600.

Fig. *f.* — Autre type de vacuome dans une cellule parenchymateuse cotylédonnaire avant maturité (color. vit. au rouge neutre) (*a*, amidon ; *chl*, amylochloroplaste ; *v*, vacuome). × 600.

Fig. *g.* — Le noyau et le cytoplasme dans une cellule du cotylédon avant maturité (méth. de Regaud). × 1.500.

Fig. *h.* — Plastes amylifères et chondriosomes dans le cotylédon jeune avant maturité (méth. de Regaud). × 1.500.

Fig. *i.* — Chondriosomes vésiculeux et plastes (cotylédon jeune, Regaud). × 1.500.

Fig. *j.* — Gros grain d'amidon irrégulier pendant la phase de croissance entouré par une écorce plastidaire plus ou moins épaisse. × 1.500.

Fig. *k.* — Cellule épidermique externe d'un cotylédon au début de la germination (color. vit. au rouge neutre) (*a*, amidon ; *v*, aleurone). × 1.500.



Faba.

PLANCHE IX

Lupinus albus (fig. *a-f*, et fig. *h*) ***L. polyphyllus*** (fig. *g*). ***Soja*** (fig. *i-j*).

Fig. *a*. — Trois cellules des cotylédons d'un embryon très petit avant l'apparition de l'aleurone (*in vivo*). × 600.

Fig. *b*. — Cellules des cotylédons d'un embryon où l'aleurone commence à apparaître sous forme de précipités sphérulaires dans les vacuoles ou en dehors des vacuoles (*al*) (color. vit. au rouge neutre). × 600.

Fig. *c*. — Quelques aspects des vacuoles colorées vitalement dans les cellules parenchymateuses du cotylédon jeune (vacuoles irrégulières avec endochromidies).

Fig. *d* et *e*. — Différents aspects du vacuome dans les cellules parenchymateuses du cotylédon jeune (color. vit. au rouge neutre). × 600.

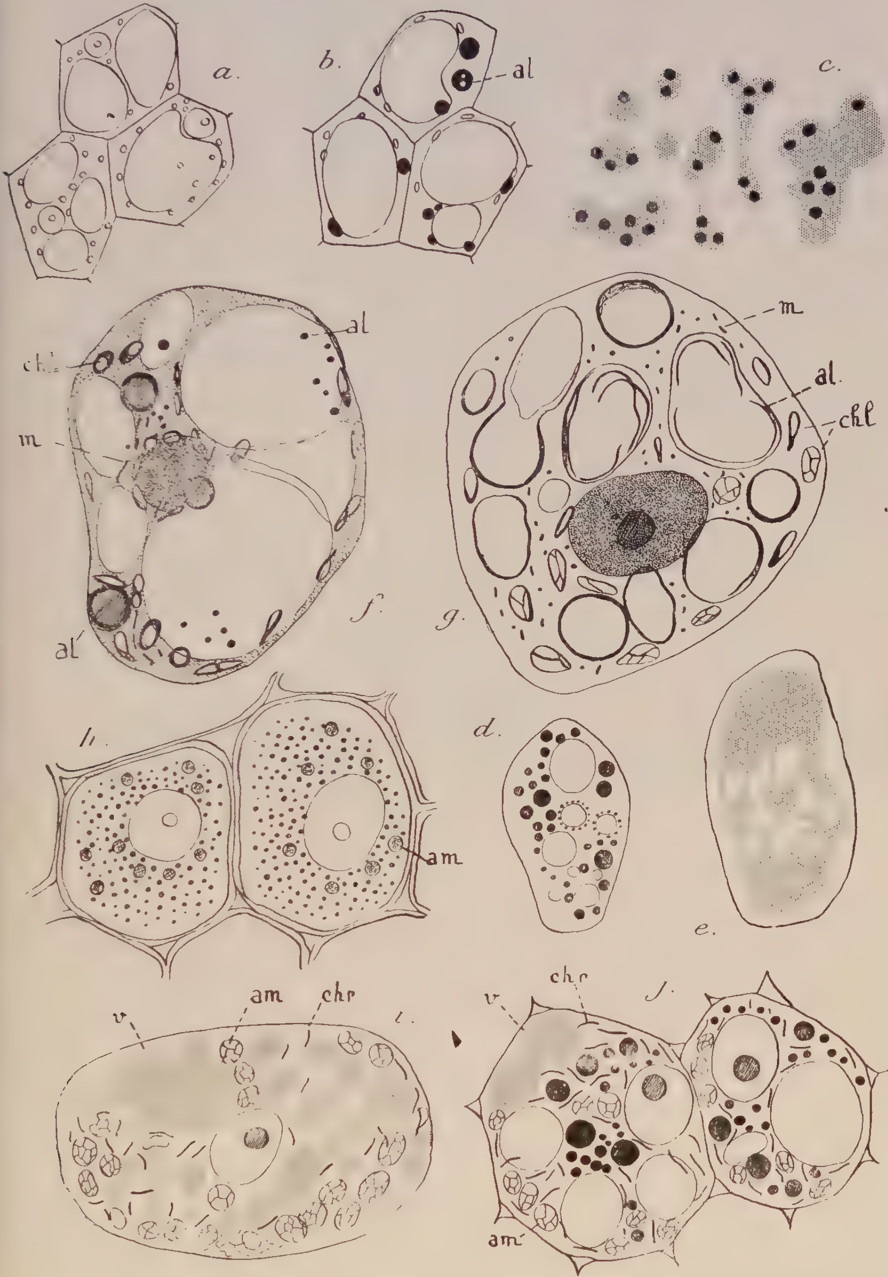
Fig. *f*. — Cellule du cotylédon d'une graine à demi formée (Benda-Meves, hématoxyl.) (*al*, aleurone et précipités vacuolaires ; *chl*, chloroplastes ; *m*, mitochondrie). × 1.500.

Fig. *g*. — Cellule du cotylédon d'une graine un peu avant maturité (méth. de Regaud) (*al*, vésicules aleuriques ; *chl*, chloroplastes ; *m*, mitochondries). × 1.500.

Fig. *h*. — Deux cellules épidermiques externes des cotylédons au début de la germination (color. vit. au rouge neutre) (*am*, amyloplastes). × 1.500.

Fig. *i*. — Cellule parenchymateuse du cotylédon d'une graine plus âgée de Soja (méth. de Regaud) (même légende). × 1.500.

Fig. *j*. — Deux cellules parenchymateuses du cotylédon d'une très jeune graine de Soja (méth. de Regaud) (*am*, amyloplastes ; *v*, vacuoles ; *chr*, chondriosomes). × 1.500.



Lupin et Soja.

Recherches sur les communications intercellulaires chez les Floridées

par Pierre DANGEARD

Il a souvent été question dans les travaux des algologues des communications protoplasmiques des Floridées et nul n'ignore qu'il existe, dans ce groupe d'Algues, et cela d'une manière régulière, des ponctuations ou des pores dans la membrane qui semblent établir des relations entre cellules voisines. Observées tout d'abord par KUETZING (1843) et NAEGELI (1846), ils ont été décrits ensuite par SCHMITZ (1883), THURET et BORNET (1878), FALKENBERG (1901), KIENITZ-GERLOFF (1902), MANGENOT (1924), MIRANDA (1930), JUNGERS (1933), Mlle CELAN (1940), Mme FELDMANN-MAZOYER (1940), H. KYLIN (1937-40) pour ne citer que les principaux auteurs.

Nous pourrons nous dispenser de relater par le menu les travaux anciens et leurs résultats, d'autant que ceux-ci ont été résumés dans des mises au point, mais nous donnerons cependant une idée de la question telle qu'elle se présentait il y a une cinquantaine d'années par la citation suivante empruntée au Traité de VAN TIEGHEM (1895, p. 1298). « Au centre des cloisons qui séparent les cellules chez les Floridées, on remarque toujours une petite place arrondie où la membrane est restée très mince, en un mot une ponctuation, qui facilite les échanges osmotiques. Sur la mince membrane de la ponctuation est accolée de chaque côté une plaque de matière très réfringente, fortement colorée par l'hématoxyline. Ces deux plaques communiquent entre elles à travers la membrane par de petits filets analogues à ceux qui traversent le crible des tubes criblés ; à leur tour elles adhèrent fortement à la couche pariétale du protoplasme. Cette disposition favorise évidemment les phénomènes diffusifs et permet aussi aux corps protoplasmiques, non pas de se mélanger, mais d'agir directement l'un sur l'autre de cellule à cellule. »

L'opinion que résume ici VAN TIEGHEM n'a nullement en

réalité réussi à s'imposer parmi les botanistes et de nombreuses obscurités subsistent toujours sur cette question, mais comme des exposés bibliographiques et des revues critiques importantes ont été donnés dans divers travaux plus récents, en particulier dans ceux de MANGENOT (1924), de JUNGERS (1933), de KYLIN (1937), de Mlle CELAN (1940), nous ne reviendrons pas sur les diverses opinions qui ont été émises autrefois au sujet de la structure et de la nature des communications intercellulaires des Floridées. Au surplus l'ouvrage de JUNGERS, celui également de Mlle CELAN, résument très bien ce qui a été dit sur la nature et le rôle de ces formations encore assez énigmatiques. Nous retiendrons seulement les opinions principales qui sont aujourd'hui en présence, à la suite des travaux les plus récents. Ces derniers sont, à notre connaissance, ceux de Mlle CELAN (1940), élève de MANGENOT, ceux de Mme FELDMANN-MAZOYER (1940) et de H. KYLIN (1940).

Nous ferons une place tout d'abord à la conception de MANGENOT, en raison de son caractère particulier et aussi parce qu'elle semble avoir exercé une grande influence sur les résultats auxquels sont arrivés les chercheurs français. MANGENOT, qui a étudié les plasmodesmes dans les appareils sporogènes des *Griffithsia*, *Heterosiphonia*, *Cryptopleura* (*Nitophyllum laceratum*), *Hypoglossum* (*Delesseria Hypoglossum*) a été très frappé par la taille souvent énorme des ponctuations intercellulaires unissant certaines cellules du gonimoblaste. Il admet que, dans ces régions, les protoplastes des cellules voisines sont au contact par l'intermédiaire chacun d'une différenciation cytoplasmique spéciale, affectant la forme d'une condensation membraneuse réfringente et très colorable par la laque d'hématoxyline. Ces membranes sidérophiles qui dépendent donc, d'après MANGENOT, du cytoplasma, sont enchassées, sur leur pourtour, dans le bord cellulosique du canalicule intercellulaire. Il n'existerait aucune autre membrane, aucun obturateur imperméable entre les protoplastes voisins qui seraient donc, tout en ne se confondant pas, largement en contact. Ainsi les échanges seraient faciles entre les cellules de l'appareil sporogène séparées par des ponctuations d'une largeur exceptionnelle. D'autre part, en ce qui concerne les cellules végétatives, MANGENOT admet que « l'existence de toute une série de transitions entre ces vastes plasmodesmes, et ceux, très ténus, reliant les cellules végétatives, permet d'appli-

quer à ces derniers les conclusions tirées de l'étude des premiers ». Dans un travail ultérieur (1926) le même auteur est revenu sur le sujet pour préciser et pour confirmer ses conclusions précédentes : c'est ainsi qu'il voit dans les communications intercellulaires des Floridées d'énormes plasmodesmes au niveau desquels les protoplasmes se touchent sans se confondre ; en outre il propose le terme de *synapse* pour « l'ensemble des deux membranes protoplasmiques différenciées, système par lequel se touchent, sans se confondre, deux cellules voisines », le comparant à la région, déjà désignée sous ce nom, qui établit la jonction entre deux cellules nerveuses. Il y aurait encore, selon lui, un rapprochement à établir entre les cellules de l'appareil placentaire des Floridées et les tubes criblés des Dicotylédones, les uns et les autres comportant « un même dispositif fonctionnel ». Or les membranes des tubes criblés, chez les Phanérogames, sont incontestablement perforées, comme on le sait depuis longtemps et MANGENOT n'hésite donc pas à admettre qu'il en est de même entre les cellules des Algues rouges.

Dans son Mémoire de 1940, Mlle CELAN adopte, dans ses grandes lignes, la thèse de MANGENOT sur la nature des communications intercellulaires des Floridées. Elle admet également « l'existence de larges ouvertures dans les parois squelettiques de ces Végétaux » ; pour elle « *au niveau de ces ouvertures, les protoplastes des cellules voisines s'affrontent sans se confondre* » et « aucune formation obturatrice ne vient s'interposer entre les deux protoplastes mis ainsi en *contact direct* ». Elle étudie de près les caractères morphologiques des synapses et surtout leurs caractères histochimiques, ce qui lui permet de conclure que ces formations, dans les cellules axiales et dans l'appareil placentaire des Floridées sont constitués de protéides associés à un grand excès de lipides divers, spécialement de phosphoamino-lipides. Elle est amenée ainsi à rapprocher les membranes synaptiques de la pellicule ectoplasmique ou *plasmalemme* de PLOWE (1931) dont elles constitueraient un épaississement localisé.

Dans ses recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale, Mme FELDMANN-MAZOYER (1940) nous expose un point de vue plus nuancé et plus personnel, mais encore très analogue à celui de MANGENOT ; elle étudie particulièrement les synapses de *Crouaniopsis annulata*, qui, selon elle, sont constitués par « deux disques en forme de verre de montre, soudés

sur leurs bords et séparés au milieu par une substance liquide. Ces disques, très résistants et élastiques, présentent une affinité pour certains colorants et donnent, d'autre part, les réactions des lipides. » Cependant il ne paraît pas possible à l'auteur d'admettre d'une manière aussi absolue que le font MANGENOT et M[lle] CELAN que les synapses constituent seulement une différenciation du cytoplasme. Comme on ne peut pas non plus les considérer comme des formations membranaires, il lui paraît préférable de considérer les disques synaptiques comme des « formations de nature particulière que l'on ne peut rattacher à aucun autre constituant de la cellule ».

A côté des auteurs précédents il serait facile de citer un grand nombre de cytologistes ou d'algologues qui sont d'un avis tout à fait différent au sujet des ponctuations des Algues rouges, car ils les considèrent essentiellement, non comme des perforations de la membrane, mais comme des régions amincies : pour eux il existe, entre les différenciations sidérophiles en regard, au niveau des ponctuations, une membrane obturatrice (*schliesshaut*) laquelle, pour certains, serait continue et pour d'autres perforée par de minces et multiples orifices ; enfin, ceux qui admettent que la membrane siégeant au fond des ponctuations est perforée, la décrivent comme étant traversée par de fins trabécules protoplasmiques, les plasmodesmes. SCHMITZ (1883) avait admis ainsi autrefois que les ponctuations des Floridées étaient obturées par des lamelles membranaires extrêmement étroites, bordées de chaque côté par des plaques épaissies fortement colorables et traversées par de nombreux filaments mettant les protoplasmes en contact.

MIRANDA (1930), étudiant les communications interprotoplasmiques chez le *Bornetia secundiflora*, montre que les protoplasmes des cellules en rapport sont délimités, chacun pour leur compte, par une membrane très sidérophile (elle est fortement colorable par l'hématoxyline ferrique) et que ces membranes sont séparées l'une de l'autre par un disque très réfringent et strié. L'auteur ne se prononce pas au sujet de la nature de ce disque et des membranes sidérophiles, mais il est disposé à penser que la striation du disque réfringent pourrait correspondre à des canalicules très nombreux allant d'un protoplasme à l'autre.

Le Mémoire de JUNGERS (1933) revêt une certaine importance du fait que l'auteur avait, quelques années auparavant, consacré

un travail minutieux aux plasmodesmes des Plantes Supérieures. Il était donc particulièrement qualifié pour tenter une comparaison entre les connexions intercellulaires des Algues rouges et celle des Végétaux vasculaires. Or JUNGERS arrive à la conclusion qu'il existe deux types de synapses chez les Floridées « le type du *Polysiphonia*, formé de deux disques chromatiques, séparés par une fine lamelle membranaire » et « le type du *Griffithsia*, constitué par un unique corps chromatique en forme de lentille, serti dans l'orifice central de la membrane transversale ». Il se sépare nettement de MANGENOT en considérant, par ailleurs, que la substance constitutive des synapses n'est pas de nature protoplasmique, mais de nature membranaire ; enfin il nie l'existence de communications protoplasmiques au niveau des synapses ; ainsi, écrit-il « contrairement à l'opinion de MANGENOT, il n'existe aucun rapport entre les synapses des Algues rouges et les plasmodesmes des plantes supérieures ».

Quelques années plus tard, MUEHLDORF (1937), reprend l'étude des ponctuations chez les Floridées, particulièrement dans les genres *Polysiphonia* et *Ceramium*. Lui aussi admet qu'il existe dans les ponctuations une mince lamelle séparatrice (*schliesshaut*) bordée de chaque côté par les plaquettes chromophiles qu'avaient décrites SCHMITZ et FALKENBERG, mais, d'après MUEHLDORF, ces formations ne seraient pas des plaques en réalité, mais des anneaux dans lesquels serait tendue une mince membrane de nature plasmatique (membrane ectoplasmatique). Les anneaux seraient au contraire des formations membranaires et, dans l'intervalle, s'étendrait une substance de réunion, de nature chimique indéterminée (*schliesshaut*) et qui pourrait être traversée par des plasmodesmes.

Enfin H. KYLIN (1940), qui a consacré récemment une note d'observations relative aux ponctuations de *Bonnemaisonia asparagoides*, semble se ranger à l'opinion du cytologiste de Cernauti d'une manière générale : comme lui il reconnaît l'existence d'une membrane obturatrice (*schliesshaut*), mais il reste très réservé au sujet de la nature chimique qu'il convient de lui attribuer ; toutefois il incline à penser que cette lamelle pourrait avoir la même constitution que le reste de la membrane cellulaire. Quant à la présence de plasmodesmes au travers de cette lamelle, il l'envisage comme tout à fait possible sans l'étayer d'ailleurs d'arguments positifs. Nous retiendrons également que, d'après

le savant suédois, chez le *Bonnemaisonia*, il existerait, de part et d'autre des ponctuations, non des plaques, mais des anneaux ou colliers réfringents. Leur nature serait membranaire et ils contiendraient des substances pectiques.

De cette revue rapide de la question des ponctuations intercellulaires des Floridées il apparaît que nous sommes toujours assez mal renseignés sur leur structure exacte, sur leur signification et sur leur rôle. La nature chimique des plaques obturatrices (synapses de MANGENOT) est également assez mal établie. Comme nous avons réuni, depuis de nombreuses années, des renseignements sur ce sujet qui nous a toujours beaucoup intéressé, nous croyons le moment venu d'en faire état et de dire à notre tour ce que nous pensons des communications intercellulaires des Floridées.

Les Algues rouges les plus favorables à une étude des plasmodesmes sont sans doute les Céramiacées (genre *Callithamnion*, *Antithamnion*, *Ceramium*, *Griffithsia*, etc.) et les Rhodomélacées (genre *Polysiphonia*). Les cellules axiales des *Asparagopsis* et des *Bonnemaisonia* montrent également entre elles de larges ponctuations dont l'étude est intéressante. Il en est de même du *Rytiphlaea pinastroides* C. A. Ag., de l'*Heterosiphonia coccinea* C. A. Ag., des *Plocamium*, des *Chondria*.

Voici la liste des espèces que nous avons plus particulièrement étudiées :

Ceramium rubrun C. A. Agardh ; *Antithamnionella sarniensis* Lyle ; *Callithamnion byssoideum* Arn. ; *C. polyspermum* C. A. Agardh ; *C. roseum* Harvey ; *Antithamnion plumula* Thuret ; *Griffithsia corallina* C. A. Agardh ; *G. Schousboei* Montagne ; *G. opuntioides* J. Ag. ; *Cystoclonium purpurascens* Kützing ; *Plocamium coccineum* Lyngb. ; *Cruoria pellita* Lyngb. ; *Falkenbergia rufolanosa* (Harv.) Schmitz ; *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) C. Ag. ; *Asparagopsis armata* Harvey ; *Polysiphonia urceolata* Greville ; *P. nigrescena* Greville ; *P. elongata* Harvey ; *Rytiphlaea pinastroides* (Gmel.) Kützing ; *Chondria dasyphylla* C. A. Agardh ; *Ch. coerulescens* J. G. Agardh ; *Pterosiphonia complanata* (Clem.) Falkenberg ; *Heterosiphonia coccinea* C. A. Agardh ; *Caulacanthus ustulatus* (Mert.) Kützing.

Méthodes.

Chez les diverses Algues étudiées nous avons pratiqué l'observation vitale qui est assez souvent possible, surtout lorsqu'il s'agit des Céramiacées filamenteuses du type *Callithamnion* ou *Antithamnion*. Seule cette observation permet de s'assurer de l'état des ponctuations avant toute altération et de l'état originel des membranes : celles-ci subissent en effet chez les Floridées, avec la plupart des fixateurs, un gonflement plus ou moins important. L'observation vitale cependant ne donne que des renseignements d'ordre morphologique et il est nécessaire de la compléter par des fixations suivies de colorations. Nous avons utilisé des fixateurs variés : formol, mélange formol-alcool, Nawaschine, Bouin, Regaud. Nous avons parfois employé un Regaud spécial à l'eau de mer qui nous a donné de bons résultats (eau de mer, 3 p. ; formol, 1 p. ; bichromate de K à 3 p. 100, 1 p.). Bien souvent d'ailleurs nous n'avons pu utiliser que des échantillons conservés en vue d'une étude générale et non fixés spécialement pour l'étude cytologique comme c'était le cas pour les Algues fixées au formol simple ou au mélange formol-alcool ; ces matériaux qui se montrent conservés d'une manière inégale sont souvent cependant très utilisables pour l'étude des ponctuations intercellulaires. Les colorations les plus employées ont été l'eau iodo-iodurée, le rouge de ruthénium, le rouge Congo, les réactifs de la cellulose. Dans le cas où des inclusions à la paraffine suivies de coupes ont été nécessaires, celles-ci ont été colorées à l'hématoxyline ferrique.

1. — CÉRAMIACÉES

Ceramium rubrum C. A. Agardh (fig. 1)

Les *Ceramium* ont été particulièrement étudiés en raison de la grande dimension des ponctuations entre les cellules de leurs filaments principaux. L'espèce la plus favorable à cette étude nous paraît être le *C. rubrum*, dont il est facile d'obtenir de bonnes coupes longitudinales en raison de ses dimensions suffisantes et de sa rigidité. Nous n'avons pas obtenu de bons résultats avec des espèces non cortiquées, comme *C. diaphanum*, *C. echionotum*. La méthode préconisée par M. Celan pour observer les

cellules axiales et leurs synapses chez les espèces de ce type et qui consiste à écraser de petits fragments de thalle entre lame et lamelle pour écarter les cellules corticales, nous a paru d'un emploi difficile et très incertain. Sans doute est-il nécessaire de disposer, pour cela, d'un matériel ayant macéré longtemps dans un liquide fixateur.

Dans le *Ceramium rubrum* les cellules du filament principal sont séparées par des cloisons transversales à très larges ponctuations. La membrane proprement dite se réduit à un bourrelet annulaire dans l'intervalle duquel se trouve tendu un diaphragme mince, composé en réalité de deux lamelles très étroites intimement accolées et soudées. La partie principale des bourrelets membranaires ne se colore pas par le rouge de ruthénium et ceux-ci correspondent donc, sans doute, à la région cellulosique et interne de la membrane des grandes cellules, tandis que la couche moyenne, colorable par le rouge de ruthénium, peut être suivie jusqu'au point d'insertion du diaphragme, mais ne prend pas part à la formation des épaississements annulaires.

Nous avons eu l'occasion d'observer de face le diaphragme obturant les ponctuations : son apparence est grisâtre et il se montre très finement et très régulièrement ponctué ; on dirait la paroi d'un dé à coudre, c'est-à-dire qu'on a l'impression d'être en face de très petites dépressions situées côte à côte et très serrées ; il ne s'agit certainement pas de perforations.

Les coupes fixées et colorées par les méthodes histologiques (fixation Chamberlain, coloration hématoxyline ferrique) nous ont permis de vérifier les résultats précédents; toutefois, dans ces préparations, les diaphragmes des ponctuations, sur les parois transversales, semblent constituées par une seule lame fortement sidérophile et plus épaisse au centre que sur les bords. Par contre, pour les ponctuations qui existent entre les cellules axiales courtes des ramules à tétrasporanges, il existe deux disques colorables bien écartés l'un de l'autre et séparés par une substance interstitielle (fig. 1, B).

Antithamnionella sarniensis Lyle (Pl. XI, fig. S-U)

Cette jolie petite Céramiacée dont G. Hamel (1924) a signalé autrefois l'apparition sur les côtes françaises de la Manche est facile à observer en raison de la minceur et de la délicatesse de ses

filaments. Les ponctuations qui séparent les cellules successives sont marquées par la présence de deux disques réfringents disposés en face l'un de l'autre et séparés par un léger intervalle. Les disques sont le plus souvent en forme de verres de montre dont les concavités sont en regard, mais on trouve également des

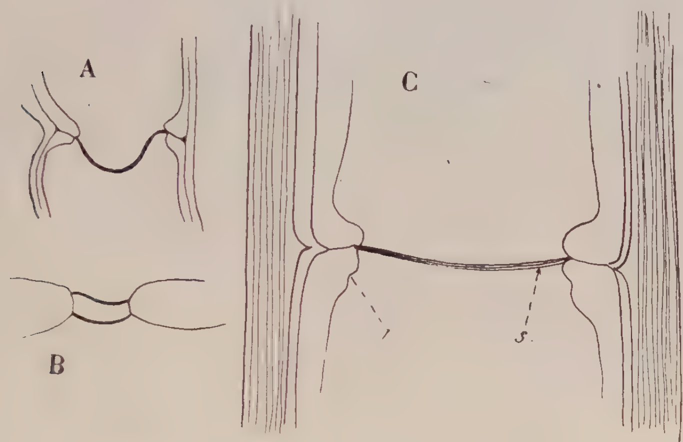


Fig. 1. — A, *Ceramium rubrum*, coupe d'une ponctuation entre deux cellules axiales, dans laquelle le diaphragme semble formé d'une lame unique. × 250 ; B, ponctuation entre les grandes cellules d'une branche à tétrasporanges montrant des disques bien séparés. × 600 ; C, détail d'un diaphragme entre deux larges cellules axiales (*b*, bourrelet membranaire ; *s*, septum). × 600.

disques absolument plans et c'est même la règle dans les jeunes rameaux. Les disques peuvent être très près l'un de l'autre, mais ils ne sont jamais en contact et il reste toujours entre eux un mince septum. Il arrive aussi que les disques se montrent un peu plus éloignés l'un de l'autre que de coutume et, dans ce cas, le septum apparaît comme un cylindre d'apparence homogène, sans structure visible, incolore et légèrement plus réfringent que la membrane de la cloison mitoyenne (fig. U).

L'eau iodo-iodurée laisse la membrane complètement incolore, mais les disques se colorent en jaune comme le protoplasme et les plastes ; quant à la matière du septum elle demeure tout à fait incolore.

Le rouge de ruthénium, par contre, se fixe sur la membrane et aussi sur les disques. Il n'apparaît pas possible cependant d'en

tirer la conclusion que les disques sont de nature membranaire et pectique, car cette coloration n'est pas très intense et elle ne semble pas préférentielle ; nous avons noté également que le contenu cellulaire fixait fortement le rouge de ruthénium et que les plastes, par exemple, se coloraient en rose. En réalité il est néces-

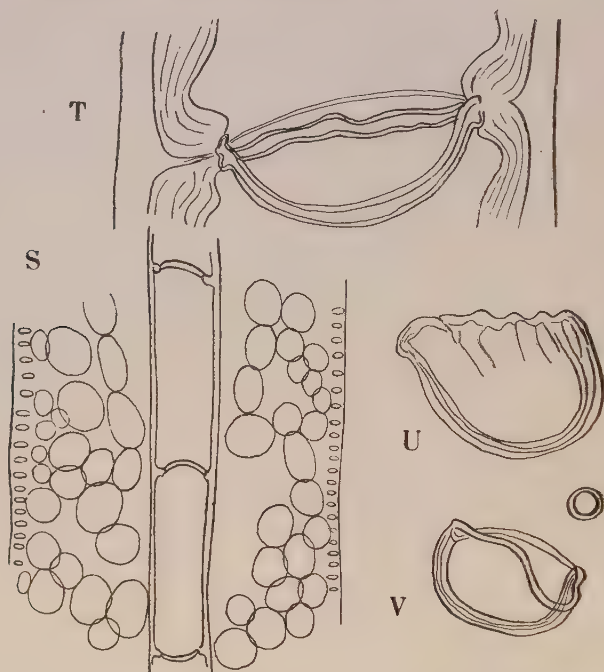


Fig. 2. — S, Coupe longitudinale axiale d'un rameau de *Caulacanthus ustulatus* montrant les larges ponctuations de la file de cellules centrales. × 600 ; T, ponctuation différenciée montrant, entre des bourrelets membranaires, un diaphragme en forme de coupelle. × 1.500 ; U, V, divers aspects du diaphragme détaché, en forme de bonnet creux. × 1.500.

saire d'éviter une surcoloration si l'on veut avoir un résultat valable. Dans les petits rameaux il est facile d'observer que la lamelle moyenne, colorée d'une manière plus foncée par le rouge de ruthénium, passe entre les disques et que, par conséquent cette lamelle moyenne n'est pas interrompue au niveau de la ponctuation. Il paraît même très probable que la cloison qui subsiste entre les disques puisse être formée également par le reste de la membrane très amincie qui accompagne cette lamelle moyenne et constitue le septum.

Nous avons décrit les corps réfringents, qui se font vis-à-vis au niveau d'une ponctuation, comme s'il s'agissait de disques ou de coupes. Certaines observations semblent montrer, qu'au moins dans certains cas, il s'agit de disques à bord épaissi et à région centrale beaucoup plus mince. Parfois même l'apparence peut être celle d'anneaux au travers desquels les protoplastes peuvent faire hernie et donner naissance à des protubérances qui s'avancent l'une vers l'autre (fig. 00).

Au type décrit dans l'*Antithamnionella* nous rattachons divers *Callithamnion*, *Pleonosporium* (fig. V, Pl. XI), *Antithamnion* (fig. I, P. X) et le *Spermothamnion flabellatum*. Chez le *Callithamnion byssoideum* Arn. nous avons observé que les disques en regard fixaient le rouge de ruthénium ; mais, le septum intermédiaire étant très étroit, nous avons eu de la difficulté pour le colorer, ce qui n'a rien d'étonnant car la membrane proprement dite reste elle-même faiblement colorée sous une épaisseur pourtant très notable. Les membranes d'ailleurs ne montrent pas dans cet exemple, de coloration plus intense de leur lamelle mitoyenne comme cela se produit ailleurs.

Callithamnion polyspermum C. A. Agardh (fig. X, pl. XI)

Le *Callithamnion polyspermum* C. A. Agardh (fig. X, Pl. XI) nous a fourni également un matériel très favorable pour l'étude des ponctuations : en effet les disques réfringents sont presque toujours, dans cette espèce, assez écartés l'un de l'autre (fig. X) ce qui permet de constater qu'un mince septum, prolongement de la couche mitoyenne des membranes transversales, passe entre les deux. Les disques sont, le plus souvent, concaves et symétriquement placés au fond de véritables puits creusés dans l'épaisseur des membranes transversales. Lorsqu'on étudie la constitution des membranes au moyen d'une coloration au rouge de ruthénium, on voit qu'une paroi cellulaire se compose d'une *cuticule* extérieure, très mince, qui demeure incolore, d'une couche homogène plus ou moins épaisse et d'une couche interne, stratifiée, épaisse. La couche moyenne prend souvent la coloration plus fortement, surtout aux angles des cellules, mais la différence n'est pas très marquée avec la couche interne. D'autre part cette couche moyenne pectique qui se continue par la région mitoyenne des cloisons transversales passe très nettement entre

les disques réfringents ; cependant il est rare qu'elle possède à ce niveau une coloration plus forte et différentielle. Quant aux disques eux-mêmes ils ne montrent pas d'affinité spéciale pour le rouge de ruthénium.

La coloration par l'iode et l'acide sulfurique confirme les données précédentes au sujet des trois parties de la membrane : en effet, avec ce réactif, la cuticule et la couche moyenne se colorent respectivement en brun et en jaune, tandis que la couche interne cellulosique se colore en bleu. Cependant, alors qu'une coloration au rouge de ruthénium indiquait le passage de la couche moyenne pectique dans les cloisons transversales, avec l'emploi de l'acide sulfurique iodé, cette distinction n'est plus possible et les cloisons transversales se colorent en bleu comme si, elles étaient formées entièrement de cellulose ; c'est là sans doute une apparence trompeuse et il ne paraît pas douteux que le mince septum pectique puisse être masqué et oblitéré dans cette région. Pour la même raison il n'est pas possible de savoir ce qui se passe au niveau des ponctuations car, bien que celles-ci soient conservées, elles se trouvent dans la zone où la coloration en bleu est uniforme, sans distinction, sous l'influence du réactif iodé.

Nous attirons l'attention d'autre part sur les trois régions distinguées dans la membrane : cuticule, couche pectique moyenne, couche cellulosique interne. Bien que l'existence d'une «cuticule» extérieure à la couche pectique et de nature différente soit affirmée par les anciens auteurs (voir OLTMANNS et KYLIN), il ne semble pas que cette distinction soit reconnue par Mme FELDMAN-MAZOYER dans sa Thèse récente : il est vrai qu'elle se réfère surtout à l'étude du *Bornetia secundiflora* et que ses résultats ne sauraient être, sans doute, étendus à l'ensemble des Céramiacées.

Dans le *Callithamnion roseum* Harvey, nous avons observé partout des disques très rapprochés les uns des autres et qui semblent, assez souvent même, entrer en contact au niveau des ponctuations.

Antithamnion plumula Thuret (fig. I, Pl. X)

L'*Antithamnion plumula* Thuret, par contre, nous a montré le plus souvent des disques suffisamment écartés l'un de l'autre pour laisser entre eux un septum relativement large dans lequel

on distingue une ligne très mince prolongeant celle que forme la cloison mitoyenne des cellules voisines (fig. I, Pl. X). L'emploi du rouge de ruthénium, malheureusement, n'ajoute presque rien à l'observation faite sans coloration : en effet, dans cette espèce, ce colorant se fixe surtout sur le protoplasme et les plastes, voire même sur le noyau, et la membrane elle-même reste peu colorée. Seuls quelques points de forte coloration s'observent, aux angles des cellules notamment. La cloison mitoyenne des cellules successives n'étant pas généralement colorée, on conçoit que le septum lui-même soit rarement visible avec une légère coloration rose.

Dans l'*A. plumula* les disques se colorent en jaune par l'eau iodo-iodurée, ainsi d'ailleurs que le septum. Or, lorsque les disques sont un peu plus écartés l'un de l'autre que normalement, on les voit assez souvent réunis dans leur région médiane par un trabécule coloré en jaune et qui est lui-même renflé au milieu de son parcours. Cette structure très particulière et intéressante et que nous n'avons pas trouvé ailleurs n'est pas constante, de sorte qu'il est difficile de mesurer son importance. Lorsque les disques sont très écartés il est possible que ce trabécule se rompe et qu'il n'en subsiste plus alors aucune trace appréciable, ce qui expliquerait les cas où il n'est pas visible.

Genre ***Griffithsia*** (Pl. XI, fig. L-R)

Le genre *Griffithsia* présentait pour nous un intérêt particulier étant donné qu'une espèce de ce genre, le *G. setacea*, étudiée par Jungers (1933) avait permis à cet auteur de décrire un type de synapse (1) nettement distinct de celui des *Polysiphonia* et des *Delesseria* et qui, d'après ce savant, se retrouverait aussi dans le genre *Ceramium*. Les synapses des *Griffithsia* sont, d'après le savant belge « constitués par un unique corps chromatique lenticulaire, serti dans l'orifice central de la membrane transversale ». Enfin, d'après Jungers, les deux types de synapses (celui des *Polysiphonia* et celui des *Griffithsia*) sont « nettement distincts et irréductibles l'un à l'autre ».

(1) Comme le fait le savant belge, lorsque nous emploierons le terme de synapse, ce sera par pure commodité de langage et sans attribuer à cette dénomination une valeur de comparaison ou de rapprochement avec les véritables synapses interneuronaux.

Nous avons eu l'occasion d'étudier une espèce voisine du *G. corallina*, le *G. Schousboei* Montagne récolté à Banyuls-sur-mer ; les articles, chez cette espèce, sont globuleux, presque sphériques et ils sont unis par des cloisons transversales relativement larges au milieu desquelles se trouve une ponctuation. Or cette ponctuation nous a toujours montré, comme chez les autres Céramiacées, deux disques en regard l'un de l'autre et nettement distincts de chaque côté de l'amincissement membranaire qu'ils sertissent (fig. 0). Les disques sont tantôt plans, tantôt en forme d'écuelles à concavités tournées l'une vers l'autre. Ils sont d'autre part, presque toujours, suffisammen- éloignés l'un de l'autre pour qu'il soit très évident qu'une importante partie de la membrane passe entre eux ; il est d'autant plus facile de constater cette continuité de la membrane au travers de la ponctuation que celle-ci, dans sa région externe moyenne, est nettement et finement striée. On s'assure ainsi que cette couche moyenne striée se continue dans l'intervalle entre les disques. Il ne semble pas, par ailleurs, que cette couche mitoyenne soit accompagnée par une fraction sensible de la région plus interne de la membrane transversale (région purement cellulosique).

La coloration au rouge de ruthénium confirme ce résultat au sujet de la membrane transversale des articles. La couche mitoyenne se colore en rouge et elle se montre ininterrompue dans son passage entre les disques de la ponctuation. Cette couche pectique, assez épaisse, se continue avec la région externe, épaisse également, des membranes de chacun des articles. Seule une région mince, assimilable à une cuticule, revêt la couche pectique du côté extérieur.

Dans la recherche de la cellulose nous avons effectué la réaction à l'acide sulfurique concentré suivie d'une coloration par l'iode, mais cette réaction, assez brutale, colore sans distinction toute l'épaisseur de la membrane. Il n'est plus possible de distinguer deux couches et la membrane, dans sa totalité, se colore en bleu. Les membranes gonflent beaucoup et les cellules se dissocient ce qui empêche de pouvoir étudier les cloisons transversales.

Nous avons aussi employé le rouge Congo ammoniacal qui se fixe sur la membrane et qui la colore, sauf dans une mince région extérieure qui se présente avec l'apparence d'une cuticule. Aux

angles apparaît une région incolore, ou peu colorée, assez importante,qui constitue vraisemblablement une accumulation de composés pectiques. Dans la cloison transversale, par contre, le rouge Congo ne permet pas de faire une nette distinction entre une région pectique et une région cellulosique. L'ensemble de cette région se colore en rose ou en rouge et il n'est pas douteux qu'une partie importante de cette membrane, ainsi colorée, passe dans l'intervalle entre les disques de la ponctuation. On n'en saurait peut-être pas conclure que le septum est constitué par de la cellulose unie à des composés pectiques, mais rien ne permet de dire non plus qu'il y a là uniquement des composés pectiques. Dans cette Algue, comme chez un certain nombre d'autres Floridées, il nous semble d'ailleurs que la distinction classique entre une lamelle moyenne pectique et une couche primaire cellulosique n'est pas des plus évidentes.

Il ressort de ces observations qu'il existe chez le *Griffithsia Schousboei*, de chaque côté des pontuations intercellulaires, deux disques bien distincts séparés l'un de l'autre par un septum membranaire. La membrane ne saurait donc être considérée comme interrompue au niveau d'une ponctuation. Le fait est encore prouvé, à notre avis, par la structure d'une ponctuation dans la très jeune membrane qui vient de s'établir à la base d'un article du thalle nouvellement formé : cette ponctuation en effet consiste, à ce moment, en une petite dépression de la paroi du côté de la cellule ancienne, alors que de l'autre côté la membrane apparaît comme continue ; la ponctuation à ce stade se montre donc dissymétrique et dépourvue, d'autre part, des plaques réfringentes constituant un synapse (fig. P., Pl. XI).

Nous avons étudié encore quelques autres *Griffithsia*, en particulier le *G. opuntioides* J. Ag. et nous avons observé partout, au niveau des ponctuations, des couples de disques plans-concaves disposés symétriquement. Il est certain qu'il s'agit de disques et non de colliers ou d'anneaux. En somme, les *Griffithsia* ne semblent pas constituer un type spécial et leurs ponctuations semblent tout à fait comparables à celles des autres Céramiacées, en particulier à celles des *Callithamnion*.

2. — RHODOPHYLLIDACÉES

Cystoclonium purpurascens Kützing

Le *Cystoclonium purpurascens* présente l'intérêt de posséder dans ses tissus de longues cellules (hyphes) dont les cloisons transversales sont pourvues de ponctuations très larges décrites par Wille (1885) comme des plaques criblées. D'après ce savant les hyphes à parois criblées auraient un rôle conducteur.

Le *Cystoclonium* qui appartient à la famille des Rhodophyllidacées, possède un thalle formé par des filaments de consistance ferme, cylindriques et très ramifiés dont la structure anatomique est du type « à filament central » d'après H. Kylin (1937). Cette structure cependant et la présence du filament central n'est plus reconnaissable dans les gros rameaux qui se composent d'un tissu central assez lâche et d'une région corticale à petites cellules périphériques et à larges cellules moyennes plurinucléées dont les plastes sont filamenteux et ramifiés. Le tissu central est lui-même composé de cellules allongées dans le sens de l'axe et anastomosées, dont les unes sont très minces et à parois épaisses, les autres plus larges et à membrane mince. Ce sont ces dernières dont les membranes transversales et latérales portent de grosses ponctuations circulaires avec disques réfringents. Les disques peuvent être presque au contact l'un de l'autre, ou bien nettement distincts et dans ce cas il est manifeste qu'une substance interstitielle occupe la région comprise entre les deux coupelles. Les disques vus de face ont un contour circulaire ou elliptique ; ils sont homogènes, mais on leur voit une partie centrale dont la nature serait à préciser et qui pourrait correspondre à un plasmodesme. Nous n'avons pas vu les plaques perforées de pores excessivement petits dont parle Wille.

Le *Cystoclonium purpurascens* porte assez souvent des excroissances globuleuses à surface irrégulière qui semblent déterminées par des bactéries. Ces sortes de galles ont été étudiées autrefois par Chemin (1937). Dans des coupes que nous avons pratiquées dans ces excroissances, nous avons, nous aussi, noté la présence de bactéries. Les cellules ramifiées qui composent le tissu des galles sont unies entre elles par des ponctuations dont les disques, très épais, sont généralement bien séparés et se co-

lorent fortement par l'hématoxyline. Parfois aussi les disques colorés apparaissent très proches l'un de l'autre et presque au contact.

3. — PLOCAMIACÉES

Plocamium coccineum Lyngbye (Pl. XIII, fig. D)

Cette Floridée commune dont l'anatomie nous est connue par les travaux de NAEGELI (1847) et de KYLIN (1923), possède une file de grandes cellules axiales pourvues chacune d'un noyau de taille importante. Les cloisons transversales sont occupées par de très larges ponctuations qui ne semblent pas différer essentiellement de celles que nous avons rencontrées chez les diverses Rhodomélacées et dont nous parlerons plus loin. Les diaphragmes qui ferment les ponctuations ne fixent pas le rouge de ruthénium. Nous avons eu d'autre part l'occasion de les observer de face et nous leur avons trouvé une structure très finement ponctuée ; il existe en outre, dans ces diaphragmes, des sortes d'enfoncements qui se traduisent par des taches claires arrondies ou irrégulières dispersés sur toute l'étendue de cette membrane. Il semble improbable que ces taches claires correspondent à des perforations, mais peut-être s'agit-il de régions amincies, de sortes d'excavations creusées dans la paroi.

4. — CRUORIACÉE

Cruoria pellita Lyngbye (fig. J, Pl. X)

Dans le *Cruoria pellita* Lyngb. que nous avons récolté à Roscoff, les disques des ponctuations sont petits, mais généralement assez écartés l'un de l'autre, ce qui permet d'observer facilement que la membrane mitoyenne se continue dans l'intervalle qui les sépare. Les disques, d'autre part, n'ont pas d'affinité spéciale pour l'eau iodo-iodurée ni pour le rouge de ruthénium. La membrane mitoyenne des cellules voisines fixe fortement le rouge de ruthénium, mais, comme les ponctuations sont petites, il n'est pas toujours possible d'affirmer que cette membrane colorée passe entre les disques. Cependant on voit parfois nettement un mince septum coloré en rouge lorsqu'on met au point exactement au niveau des disques réfringents. Nous pouvons donc con-

clure que chez le *Cruoria pellita*, comme chez les Floridées précédemment étudiées, la membrane n'est pas interrompue sans doute au niveau des ponctuations intercellulaires.

5. — BONNEMAISONIACÉES

Falkenbergia rufolanosa (Harv.) Schmitz (Pl. X, fig. F-H)

Le *Falkenbergia* que Sauvageau a signalé pour la première fois sur les côtes atlantiques françaises et qu'il a nommé *Doubletii* en l'honneur de l'algologue cherbourgeoise Mlle Doublet, ne semble pas différer en réalité du *F. rufolanosa* (Harv.) Schmitz d'après les Feldmann (1943). On sait aussi depuis quelques années, que cette jolie petite Floridée iodifère qui porte parfois des tétrasporanges, n'est autre, très probablement, que le sporophyte de l'*Asparagopsis armata* Harv. On pourra consulter à ce sujet les travaux de Feldmann (1939). Bien que cette alternance de génération soit d'une nature un peu particulière, puique sporophyte et gamétophyte ont sans doute ici le même nombre de chromosomes, sa réalité semble suffisamment établie au moyen des cultures. On peut souhaiter toutefois qu'une étude cytologique de la formation des tétrasporanges vienne la confirmer.

Or le *Falkenbergia* est une Algue des plus favorables à l'étude des ponctuations intercellulaires. On sait que l'organisation très simple de ses branches et ramules correspond à un axe central formé d'une file cellulaire, lequel est lui-même entouré par trois autres files cellulaires péricentrales. La structure rappelle donc celle d'un *Polysiphonia*, mais les *Falkenbergia* sont dépourvus de trichoblastes. Le *Falkenbergia* semble être en réalité une phase du développement de l'*Asparagopsis armata* que nous étudierons plus loin, et nous avons préféré l'étudier à cette place bien que l'analogie de ses ponctuations soit plutôt avec celles des Céramiacées.

En dehors des observations vitales, nous avons surtout étudié des filaments qui avaient été fixés au formol (1/5 de formol à 40 p. 100 dans l'eau de mer). Le protoplasme, dans ces conditions, n'a pas subi de rétraction et il est resté en contact avec les membranes cellulaires. Les membranes apparaissent gonflées, incolores ; elles permettent de distinguer presque toujours une

mince ligne d'union entre cellules voisines qui représente la lamelle moyenne des membranes au contact.

Par suite du peu d'épaisseur des cellules péricentrales, il est facile d'observer les ponctuations qui unissent les cellules axiales les unes aux autres. Or ces ponctuations présentent, de part et d'autre, deux disques légèrement concaves et fortement réfringents séparés l'un de l'autre par un léger intervalle. Lorsqu'on met au point au niveau de la perforation intercellulaire, on voit nettement une mince ligne médiane qui passe à égale distance des deux disques obturateurs réfringents. Cette ligne a une réalité incontestable et on la voit se poursuivre à droite et à gauche avec la lamelle moyenne des membranes en contact.

Les disques obturateurs, chez le *Falkenbergia*, sont épais, très réfringents et ils se distinguent donc très nettement du protoplasme voisin. Entre ces disques il existe un septum souvent assez large, incolore, formé par une substance (et non occupé par un espace vide). Ce septum possède une réfringence et un aspect très analogue à celui de la membrane voisine ; il semble donc, à première vue, très différent de la substance qui forme les disques. Le septum, bien que relié à la membrane voisine de chaque côté sans solution de continuité est cependant séparé de cette membrane, à droite et à gauche, par une fine ligne de démarcation. Si, par conséquent, la lamelle moyenne semble passer sans interruption au travers de la ponctuation, il n'en est peut-être pas de même pour le reste de la membrane.

La coloration au rouge de ruthénium réussit parfaitement. Les membranes se colorent rapidement, la lamelle moyenne des cellules en rouge vif, le reste de la membrane seulement en rose. Aux angles des cellules, la lamelle moyenne se colore fortement en rouge sur une assez grande largeur ; il y a là évidemment une forte accumulation de composés pectiques. D'autre part, entre les cellules centrales, on aperçoit la coloration de la ligne médiane du septum sous forme d'une fine ligne rouge vif, très visible, qui se prolonge par la lamelle moyenne des membranes transversales. Cette ligne rouge passe incontestablement entre les deux disques obturateurs, car on la voit nettement en mettant au point à ce niveau, mais, de plus, on observe la coloration pâle du reste de la membrane qui passe, elle aussi, entre les disques.

Il y a donc, chez le *Falkenbergia*, non seulement passage sans interruption de la lamelle moyenne pectique au niveau d'une

ponctuation, mais encore, suivant toute apparence, passage du reste de la membrane. L'ensemble constitue un septum très mince qui occupe le fond de la ponctuation dans l'intervalle des disques réfringents. On peut encore, au lieu de rouge de ruthénium, employer le violet de gentiane qui se fixe sur la lamelle mitoyenne pectique et qui la met en évidence dans les mêmes conditions.

Dans une coloration à l'hématoxyline ferrique on s'aperçoit que les disques réfringents sont fortement chromophiles et qu'ils se colorent intensément par l'hématoxyline. Dans les préparations ainsi colorées il est facile de constater que la région intermédiaire située entre les disques n'est pas vide, mais qu'elle se trouve occupée par une substance de nature membranaire prenant une teinte grisâtre. Les disques des ponctuations se colorent encore en jaune pâle par l'eau iodo-iodurée.

Les disques obturateurs, chez le *Falkenbergia*, sont parfois disposés parallèlement l'un à l'autre et assez écartés ; mais parfois aussi ils sont presque au contact, par exemple dans les rameaux jeunes. Cependant, même dans ce cas, on voit nettement, la plupart du temps, un mince filet coloré par le rouge de ruthénium qui passe entre les deux. Si les disques sont encore plus rapprochés, et surtout s'ils sont orientés un peu obliquement, toute trace de septum peut disparaître, mais on n'en saurait conclure à son absence réelle. Parfois aussi il peut se faire que les disques, au lieu d'être plans, ou de s'opposer l'un à l'autre par leur concavité, s'ils sont incurvés, se présentent sous forme d'écuelles et plus ou moins emboîtés l'un dans l'autre. Il est bien évident que, dans ce cas, il ne peut être question d'observer l'existence d'un septum entre ces formations étroitement assemblées. Rien cependant n'empêche d'admettre qu'il puisse en exister un tout de même.

Bonnemaisonia asparagoides (Woodw.) C. Agardh (Pl. X, fig. A-E)

Le *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) C. Ag. est une Algue de profondeur qui se recueille généralement rejetée sur nos côtes de l'Atlantique et de la Manche. Toutefois les échantillons ainsi récoltés sont souvent dans un état de fraîcheur suffisante pour une étude cytologique vitale. En outre, sur les côtes de

Méditerranée, à Banyuls-sur-mer, par exemple, il n'est pas très rare de pouvoir recueillir, près du niveau, de petits exemplaires de cette espèce. Nous en avons aussi assez souvent récolté dans ces conditions à Guéthary.

Le thalle du *Bonnemaisonia* est, comme celui des autres Bonnemaisoniacées, du type « à siphon central », c'est-à-dire que les filaments ramifiés de la fronde se composent, dans leur partie centrale, d'une file de grandes cellules unies de loin en loin à des cellules plus grêles intermédiaires, dont l'ensemble forme un tissu médullaire assez lâche. L'écorce des filaments est constituée par une sorte de parenchyme plus compact de très grosses cellules moyennes et de petites cellules colorées périphériques. Les cellules axiales sont très grandes, car elles peuvent atteindre 2 mm. et plus de longueur et elles ont l'apparence de tubes cylindriques légèrement renflés dans leur partie médiane. Elles ne sont pas ramifiées, mais, au voisinage des cloisons transversales, elles s'unissent généralement à deux autres cellules plus grêles lesquelles peuvent former d'emblée les tubes axiaux de branches latérales, ou se relier plus ou moins directement à ces derniers.

Les cellules axiales sont très peu colorées : cependant elles renferment des plastes filamenteux, très grêles et filiformes, renflés par endroits, à trajet irrégulier, nettement, bien que faiblement colorés en rose.

Les cloisons transversales des cellules axiales sont occupées, dans leur presque totalité, par une large ponctuation qui se présente avec le caractère d'un diaphragme enchâssé dans le rebord de la membrane normale. Ce diaphragme se montre nettement formé de deux parties étroitement accolées l'une à l'autre et ne laissant entre elles qu'un espace virtuel. Nous pensons que ce diaphragme, qui est relativement épais, doit correspondre aux deux disques ou plaques synaptiques habituelles des pontuations ordinaires. Ce qui semble le montrer, c'est qu'il existe tous les intermédiaires entre ces larges synapses, ceux qui unissent les cellules axiales aux cellules voisines et enfin ceux qui relient ces cellules entre elles.

Ces longues cellules tubuleuses axiales du *Bonnemaisonia asparagoides* ont-elles un rôle conducteur ? La question a été résolue par l'affirmative (Feldmann, J. et G., 1939) pour une Bonnemaisoniacée voisine, l'*Asparagopsis armata*. Chez cette Algue on observerait, contre les synapses transversaux, une

accumulation de protoplasme qui serait ainsi polarisée en relation avec un flux de substances nutritives se déplaçant à l'intérieur des cellules axiales et les synapses eux-mêmes montreraient fréquemment un profil convexe en relation avec l'existence supposée de ce courant. Chez le *Bonnemaisonia asparagoides* nous n'avons pas observé, dans les cellules axiales vivantes, d'accumulation particulière de protoplasme contre les membranes transversales ; quant aux synapses ils sont assez souvent convexes, mais cette disposition n'est pas constante en direction et il arrive qu'une même cellule axiale puisse avoir des membranes transversales dont les convexités sont orientées en sens opposé. Ces observations ont été faites sur les cellules vivantes et quant aux cellules fixées il n'y aurait rien de très surprenant à ce que la courbure de leurs cloisons varie d'un objet à l'autre, ou même de cellule à cellule, suivant les conditions de la fixation. Il convient donc sans doute de n'attacher qu'une importance modérée à ce caractère des cloisons, d'autant plus qu'il n'est pas rare d'observer, entre deux cellules axiales vivantes, une cloison parfaitement rectiligne. Au moment de la fixation, il est certain qu'il se produit une certaine rétraction des tissus dans le sens de la largeur et que ce phénomène entraîne le plissement des septums transversaux ou leur courbure soit d'un côté soit de l'autre. Nous ne pensons donc pas qu'il faille attribuer à ce phénomène une importance exagérée. Cela ne veut pas dire d'ailleurs que nous refusons absolument aux cellules axiales des *Bonnemaisonia* tout rôle conducteur. La largeur des ponctuations sur les membranes transversales et la minceur des diaphragmes séparant les cellules au niveau de ces ponctuations ne peuvent que faciliter les échanges et rendre possible par conséquent le déplacement des substances du métabolisme. Il nous semble toutefois que rien n'autorise à admettre l'existence d'un véritable flux nourricier.

Asparagopsis armata Harvey (Pl. XII, fig. L-R)

L'*Asparagopsis armata* Harvey qui a beaucoup de points communs avec le *Bonnemaisonia* dans sa structure, dans son développement, comme aussi dans la présence des ioduques, en diffère cependant d'une manière notable par le port, par ses frondes plus compactes, par ses ramules en hameçon, par la disposition des ioduques et aussi, comme nous allons le voir, par l'organisation

de ses cellules axiales. Nous récoltons l'*A. armata* très facilement à Guéthary où il est généralement très abondant au printemps et nous le connaissons également dans la station de Banyuls-sur-Mer où il semble s'être répandu depuis une dizaine d'années. L'*Asparagopsis hamifera* (Hariot) Okamura que nous avons récolté à maintes reprises sur les côtes de la Manche, en particulier à Roscoff et à Erquy, ne sera pas étudié ici, car nous n'avons pas disposé d'échantillons frais, ni même fixés, au moment où cette étude a été commencée. On sait que l'*A. hamifera* (déjà classé dans le genre *Bonnemaisonia* par Hariot) diffère assez notablement de l'*A. armata*, de sorte que Feldmann récemment l'a rattaché aux *Bonnemaisonia*.

Les cellules axiales des frondes de l'*Asparagopsis armata* sont assez étroites, cylindriques, et comme elles sont fortement renflées au niveau des cloisons transversales, elles réalisent, par leur ensemble, l'apparence d'une corde à nœuds qui occuperait la région centrale des frondes et de leurs ramifications. A ce point de vue elles diffèrent beaucoup des cellules axiales de *Bonnemainia asparagoides* qui sont cylindriques, d'un diamètre assez uniforme et nullement renflées à la hauteur des cloisons transversales. Ces dernières ont d'ailleurs chez l'*Asparagopsis* une complexité qui manque complètement chez le *Bonnemaisonia*.

La structure des cellules axiales de l'*Asparagopsis armata* a été décrite récemment par J. et G. Feldmann (1939) et ces auteurs ont donné une figure, un peu schématique, mais exacte, de la disposition des synapses. Dans la région proximale des cellules, au voisinage du synapse, on trouve généralement une forte accumulation de protoplasme avec le noyau et de nombreuses petites vacuoles agrégées. Cette disposition, d'après les auteurs, serait la plus fréquente ; cependant elle ne serait pas constante et la position du noyau, selon eux, pourrait dépendre de la direction du courant qui passe dans les cellules axiales. Dans la description des Feldmann, d'autre part, les synapses (aussi bien ceux des cellules axiales que ceux des deux branches formées dans leur région distale) sont figurés comme simples. La constitution même des membranes, qui sont fortement épaissies dans la région des synapses transversaux, n'a pas fait l'objet d'un examen détaillé. Or celle-ci est curieuse à plus d'un titre et comme elle se présente différemment en amont et en aval du synapse, il en résulte un caractère dissymétrique de cette région qui est tout à fait frappant.

Chez l'*Asparagopsis*, comme chez le *B. asparagoides*, les cellules axiales sont unies dans leur région proximale (en comptant à partir du sommet végétatif) à deux cellules latérales qui les relient au tissu lâche de la région médullaire. Les deux synapses qui correspondent au point de départ de ces cellules latérales ont un contour elliptique et un rebord réfringent : ils sont constitués par deux lamelles appliquées étroitement l'une contre l'autre. Les synapses qui réunissent les cellules médullaires péricentrales entre elles et avec les cellules corticales sont encore plus nettement formés par deux disques réfringents et ceux-ci sont généralement assez épais et bien distincts l'un de l'autre. Entre les grosses cellules corticales les ponctuations comprennent deux sortes de coupelles en regard, qui semblent être des colliers ou des plaques concaves à bord épaissi ; en tous cas il y a toujours deux formations nettement distinctes. Dans les cellules axiales, au contraire, il est beaucoup plus difficile de dire qu'il existe, dans les ponctuations des membranes transversales, deux pellicules accolées pour constituer le synapse. Celui-ci se présente en effet comme un diaphragme, tendu dans la plus grande largeur de l'épaississement cellulaire nodal, et d'une minceur extrême : l'épaisseur de cette membrane synaptique ne dépasse guère 1 μ, mais, lorsqu'on l'examine de profil, il apparaît néanmoins qu'elle se compose de deux minces pellicules intimement soudées et entre lesquelles il ne semble pas y avoir pratiquement de substance intermédiaire.

Ainsi les synapses des cellules axiales semblent assez particuliers, néanmoins leur rebord, examiné attentivement, paraît bien avoir une double nature et nous admettrons, en conséquence, qu'ils résultent de l'amincissement extrême des formations symétriques et réfringentes observées dans les autres ponctuations. Il n'est pas impossible, d'ailleurs, de trouver des intermédiaires entre ces vastes ponctuations et celles, beaucoup plus petites, des cellules du pourtour et les ponctuations des cellules latérales en sont même assez souvent un bon exemple.

Les diaphragmes d'union des cellules axiales nous ont encore révélé un caractère qui nous semble très intéressant : leur surface est nettement et régulièrement grillagée et elle rappelle tout à fait, par ce trait, la paroi transversale des tubes criblés du phloème. Les alvéoles dont se compose ce grillage sont régulièrement polygonaux, mais leur diamètre varie légèrement

entre 1 et 2 μ et cette structure s'étend à toute l'étendue du diaphragme. Cette mince cloison grillagée ne présente pas d'affinité particulière pour le rouge de ruthénium ; elle ne semble donc pas renfermer de composés pectiques. Que représente cette structure alvéolaire ou grillagée des synapses ? Nous ne pouvons le dire en toute certitude. L'analogie avec un crible est frappante, mais ce n'est qu'une analogie et rien ne permet d'affirmer qu'il existe des perforations dans la pellicule grillagée. Nous pensons même qu'il est improbable que de véritables perforations traversent cette mince pellicule.

Le diamètre des diaphragmes transversaux est d'une largeur considérable, car, à leur point de départ contre la membrane latérale, celle-ci est relativement mince et, d'autre part, ils sont tendus dans la région de largeur maximum des cellules axiales. Or, la membrane des cellules axiales est constituée par trois couches de nature différente et qu'une coloration au rouge de ruthénium permet de distinguer : à l'extérieur, une pellicule assez mince qui ne se colore pas et qui ne modifie pas son épaisseur dans la région nodale ; une couche moyenne, plus épaisse, qui se colore fortement et qui ne change pas non plus d'épaisseur ; enfin une couche interne extrêmement mince et relativement peu colorable dans l'intervalle entre les renflements cellulaires, mais qui s'épaissit considérablement, devient stratifiée et se colore fortement, comme la couche moyenne, au niveau des nœuds (fig. Q, Pl. XII). La membrane ainsi constituée et très épaissie, surtout par le grand développement de sa couche interne, s'évase en forme de coupe dans la région proximale des cellules axiales, c'est-à-dire avant le diaphragme. Elle est constituée de même, mais encore plus épaissie, restreignant la cavité cellulaire à un canal étroit, dans la région distale.

Un caractère particulier des épaississements distaux des cellules axiales est offert par leur striation transversale, ou légèrement oblique, au point où leur bourrelet rétrécit fortement la lumière de la cellule (fig. Q). Un peu au delà du nœud, là où la cellule axiale a recouvré son diamètre normal, cette striation se présente comme une série d'anneaux plus fortement colorés par le rouge de ruthénium ; il y a là un aspect annelé de la paroi qui est tout à fait caractéristique. Il est à noter que, dans la région d'un nœud cellulaire, l'épaississement pecto-cellulosique est

formé, dans la partie proximale (en amont du synapse), par la couche interne de la membrane et, dans la partie distale (en aval du synapse), par la couche moyenne.

La structure si particulière des ponctuations de l'*Aspar. armata* se différencie de très bonne heure et elle est déjà bien marquée à une très petite distance du sommet des branches principales ou des ramules. Pourtant, si l'on étudie une coupe longitudinale passant par les extrémités des branches ordinaires ou par le sommet des ramules à hameçons, il est possible de constater que les cellules axiales jeunes sont relativement peu allongées et de forme régulièrement cylindrique ; au niveau des cloisons transversales n'existent pas encore de renflements ni d'épaississements membranaires et les très larges pontuations sont obturées par des diaphragmes tendus horizontalement ; ces diaphragmes possèdent une certaine élasticité, car, au voisinage d'une cellule morte, ils s'incurvent fortement du côté de cette cellule sous l'effet de la turgescence. En somme, dans les cellules axiales jeunes de l'*Asparagopsis armata*, la structure des synapses ressemble beaucoup à celle que nous avons décrite dans le *Bonnemaisonia asparag.*, à l'intérieur des cellules de l'axe adulte. Il semble que la structure particulière de la file cellulaire axiale de l'*Asparagopsis* confère une certaine rigidité aux frondes de cette Algue et plus spécialement aux ramules à hameçon leur permettant de jouer leur rôle. On s'explique également que la fronde du *Bonnemaisonia* demeure plus souple étant donné que les axes sont dépourvus des files cellulaires rigides auxquelles l'*Asparagopsis* doit une grande partie de sa fermete.

Dans les cellules axiales jeunes de l'*Asp. armata* nous avons observé, dans la couche pariétale du cytoplasme, des plastes filamenteux très allongés, irréguliers et souvent ramifiés, à peu près dépourvus de coloration, comme les ont fort bien décrits les Feldmann ; nous ne pensons pas toutefois que ces plastes filamenteux puissent être assimilés à des chondriocontes, car ils conservent en certains points de leur trajet des régions un peu plus épaisses qui empêchent de les confondre avec des chondriosomes, malgré les modifications qu'ils ont subies. Nous n'avons pas, d'autre part, observé dans les jeunes cellules axiales, d'accumulation particulière des vacuoles vers l'un des pôles et le noyau cellulaire nous a paru occuper un emplacement assez variable. Ce n'est, semble-t-il, que dans les cellules axiales

d'un certain âge que le noyau et les petites vacuoles du cytoplasme peuvent se montrer polarisées en rapport avec la nature dissymétrique des cellules, mais ce caractère est assez délicat à observer. Il suffit en effet d'un minime ébranlement pour que se fasse un transport des matériaux les plus légers de la cellule vers un pôle ou vers l'autre ; or, les cellules axiales adultes atteignant une grande longueur, il est difficile de les observer tout à fait intactes. Dans les cellules des branches rattachées aux cellules axiales, par contre, nous avons observé très généralement une accumulation de petites vacuoles rondes, colorables vitalement, du côté de la cloison de séparation avec la cellule axiale. C'est dans cette région également que se tient le noyau.

Nous avons eu l'occasion d'observer des coupes longitudinales des frondes d'*Asparagopsis armata* fixées par le Nawaschine et colorées par l'hématoxyline ferrique. Les ponctuations qui unissent les cellules médullaires intermédiaires entre elles montrent leurs disques obturateurs la plupart du temps nettement distincts et fortement colorés en noir. Ces formations chromatiques, qui se font vis-à-vis, sont d'ailleurs le plus souvent, semble-t-il, comme chez le *Bonnemaisonia*, des anneaux ou des plaques à rebord épaissi ; entre elles il est possible d'observer un intervalle clair, tandis que, dans certains cas, les disques chromatiques sont épais et presque au contact (fig. Q).

Comme pour le *Bonnemaisonia* nous ne prétendrons pas tirer de la structure des cellules axiales une indication formelle en faveur de leur rôle conducteur. Sans doute la longueur de ces cellules, la largeur de leurs ponctuations et la minceur des diaphragmes qui les séparent les unes des autres peuvent faire penser que ces éléments servent à la conduction des liquides ou des matériaux nutritifs. L'analogie de structure avec des tubes criblés n'est peut-être pas seulement fortuite. Cependant nous avouons ne pas très bien voir la nécessité d'un flux de matières cheminant par ces cellules axiales, car celles-ci ont des communications plutôt rares et mal commodes avec la masse des cellules corticales et, comme d'autre part elles sont à peu près incolores et dépourvues de pigment assimilateur, elles ne sauraient constituer un lieu d'élaboration des matériaux nutritifs. Leur rôle, en somme, reste assez énigmatique, de même que la complexité de leurs renflements nodaux (lequel n'existe pas d'ailleurs chez le *Bonnemaisonia*) paraît dénué, pour l'instant,

de toute signification physiologique. Peut-être les épaississements membranaires que l'on y observe sont-ils dus, en dernière analyse, à des nécessités d'accroissement rapide en longueur de ces cellules. Les bourrelets pecto-cellulosiques nodaux constitueraient ainsi une sorte de réserve destinée à faciliter la croissance. Le rétrécissement du calibre cellulaire qu'ils déterminent, juste avant le synapse, ne saurait d'ailleurs être envisagé comme devant faciliter les translocations de cellule à cellule (voir encore à ce sujet l'appendice).

6. — RHODOMÉLACÉES

Les *Polysiphonia* que nous avons eu l'occasion d'étudier (*P. urceolata* Grev., *P. nigrescens* Grev., *P. elongata* Harv.) nous ont montré des caractères de leurs ponctuations analogues à ceux du *Falkenbergia*. Les disques réfringents qui soulignent les ponctuations sont souvent trop rapprochés les uns des autres pour qu'une étude de la substance intermédiaire soit possible ; néanmoins, surtout pour les cellules péricentrales, on voit souvent très nettement une fine ligne de démarcation qui passe entre les disques et qui se prolonge par la cloison mitoyenne des membranes transversales. Entre les cellules axiales les ponctuations sont larges, mais souvent d'une observation délicate, car les coupes longitudinales ne les respectent pas toujours parfaitement.

Rytiphlaea pinastroides (Gmel.) Kützing (fig. A, B, Pl. XIII)

Le *Rytiphlaea pinastroides* a été particulièrement étudié au point de vue qui nous occupe. Parmi les auteurs anciens qui s'en sont occupé citons Klein (1877), Ambronn (1880) (1). Plus récemment Mlle Celan (1940) a consacré aux « plasmodesmes » de cette Algue une étude détaillée, morphologique et histochimique accompagnée de nombreuses figures.

Nous ne reviendrons pas sur la structure générale de cette Floridée qui possède dans l'axe de ses frondes une file de très grosses cellules séparées par des cloisons transversales à larges ponctuations. Ce sont précisément ces ponctuations qui, en raison de leurs dimensions exceptionnelles, ont attiré l'attention et ont fait l'objet des études dont nous avons parlé.

Les auteurs ne sont pas d'accord, d'ailleurs, au sujet des minces membranes qui semblent fermer ces ponctuations, car, tandis que KLEIN les décrit comme perforées par de nombreux orifices (*tüpfel*), AMBRONN n'y voit que de petites dépressions, sans perforations véritables. Quant à Mlle CELAN elle croit devoir affirmer, en dépit des observations des deux auteurs précédents, que les membranes tendues au travers des ponctuations sont parfaitement homogènes ; d'après elle, ces membranes sont toujours formées par l'accolement de deux pellicules et elles correspondent ainsi aux synapses de MANGENOT. D'autre part, au point de vue de la constitution chimique, « les membranes synaptiques se comportent comme le cytoplasme et non comme les parois squelettiques ». En particulier il entrerait des lipides dans cette constitution comme le montre l'emploi des colorants spécifiques de ces substances (noir Soudan, Soudan III, bleu B. Z. L.).

Nous avons étudié les cellules axiales du *Rytiphlæa pinastroides* sur des coupes longitudinales et sur des coupes transversales. Avec l'emploi du rouge de ruthénium nous avons obtenu une coloration appréciable de la membrane qui ferme l'énorme ponctuation ; celle-ci semble donc renfermer des composés pectiques et elle se trouve en continuité avec la région pectique des membranes latérales. Ce diaphragme fixe aussi très avidement, comme les autres membranes cellulaires, le bleu de méthylène en solution à 1 p. 100 ; il se colore également par le rouge Congo ammoniacal et par le rouge Soudan III. Ce diaphragme n'est pourtant pas comparable à une cloison ordinaire, car il est détruit par l'eau de Javel. Quant aux bourrelets membranaires réfringents situés de chaque côté du point d'insertion du diaphragme et qui bordent la ponctuation, ils fixent assez mal le rouge Congo et ils ne se colorent pas par le rouge de ruthénium. Il semble que chez le *R. pinastroides* les composés pectiques soient très abondants ; cependant la réaction de l'iode et de l'acide sulfurique montre que la cellulose est également bien représentée dans les parois cellulaires et que les bourrelets membranaires réfringents sur la marge des ponctuations sont de nature cellulosique.

Les coupes transversales qui passent au voisinage d'une cloison permettent d'observer celle-ci de face : le diaphragme qui occupe la majeure partie de cette cloison se présente alors sous

forme d'un disque à contour régulièrement circulaire et de couleur grisâtre. Ce diaphragme, lorsqu'il est débarrassé du protoplasme qui le revêt assez souvent et lorsqu'il est étudié sous un fort grossissement, apparaît finement ponctué. Nous ne pensons pas d'ailleurs que cette structure puisse correspondre à des perforations qui traverseraient le diaphragme et dont rien ne permet d'affirmer l'existence.

Chondria dasyphylla C. A. Agardh et ***Chondria caerulescens*** J. G. Agardh (fig. C, Pl. XIII)

Les *Chondria* ont une fronde cylindrique dans laquelle on reconnaît facilement, en coupe transversale, la présence d'une cellule axiale (siphon central) entourée par cinq cellules (péricentrales). Il était indiqué d'étudier, dans ce genre, les ponctuations entre les grandes cellules de la file axiale. Nous avons disposé pour cela d'un *Ch. dasyphylla* récolté à Mogador (Maroc) et qui se distinguait par sa robustesse. Dans les cellules axiales de cette Algue il existe de très larges ponctuations occupant une grande partie des cloisons transversales. Le diaphragme qui ferme ces ponctuations se montre souvent plus ou moins plissé sur les coupes ce qui indique une certaine souplesse et, quand on l'observe de face, il montre une structure très finement grillagée et qui ne se voit qu'à un fort grossissement. Les observations faites ensuite sur le *Ch. coerulescens* de Biarritz confirment les précédentes, mais nous avons pu constater que les diaphragmes des ponctuations, enchâssés entre deux bourrelets membranaires des cellules axiales, sont composés de deux parties intimement soudées. Vu de face dans une coupe transversale de la fronde, le diaphragme apparaît avec une teinte grisâtre et avec un contour régulièrement circulaire.

L'étude des synapses après fixation et coloration ne permet, en général, d'observer qu'une seule lame sidérophile dans les ponctuations des cellules axiales. Cette lame, en raison de sa minceur, se montre souvent plissée.

Pterosiphonia complanata (Clem.) Falkenb.

Nous avons observé dans le siphon central de cette Rhodomélacée de larges ponctuations occupant presque toute la lar-

geur des cloisons transversales et serties entre deux bourrelets membranaires. Le diaphragme qui s'étend entre les bourrelets et qui apparaît souvent plissé sur les coupes axiales est d'une grande minceur : néanmoins il se montre nettement composé de deux lamelles étroitement unies.

7. — DASYACÉES

Heterosiphonia coccinea C. A. Agardh (fig. E-G, Pl. XIII)

Il existe, dans cette Algue, un siphon central fort reconnaissable dont les cellules allongées sont séparées par des cloisons transversales. Ces dernières ressemblent beaucoup à celles des Rhodomélacées précédentes et elles possèdent de très larges ponctuations qui sont d'ailleurs très peu apparentes par suite de l'absence de disques réfringents. A premier examen, le diaphragme qui ferme la ponctuation apparaît comme une mince cloison peu différenciée par rapport au reste de la membrane et de constitution simple, mais une observation plus attentive montre qu'il s'agit en réalité de deux lamelles très étroites ne laissant entre elles qu'une ligne intermédiaire peu visible. Ce diaphragme est enchâssé dans un rebord annulaire de la membrane transversale qui présente dans cette région deux forts bourrelets de nature pectique. Les deux lamelles du diaphragme se colorent faiblement par le rouge de ruthénium, mais nous n'avons pas réussi à les colorer par le rouge Soudan III.

Les cellules axiales, contrairement au cas habituel, renferment de nombreux noyaux. La règle invoquée à ce sujet par M. Celan souffre donc des exceptions. Le cytoplasme de ces grandes cellules axiales contient également de nombreuses vacuoles toutes allongées dans le sens longitudinal. Les noyaux sont du type à chromocentres nombreux unis en un réseau.

Nous avons, à plusieurs reprises, étudié le diaphragme des ponctuations, vu de face, dans les coupes transversales. Nous lui avons toujours vu un contour régulièrement circulaire et il est bordé par un double rebord de la cloison transversale ; sa structure est très finement ponctuée et en outre on remarque, à sa surface, des taches claires réfringentes, de tailles et de formes assez variables et qui paraissent correspondre à des perforations ou à des canaux. Nous ne saurions dire d'ailleurs si les perfora-

tions en question traversent entièrement l'épaisseur du diaphragme, mais cela paraît au moins très douteux étant donné qu'elles ne se voient pas dans le diaphragme vu de profil.

8. — *INCERTAE SEDIS*

Caulacanthus Kützing (fig. 2, p. 114 et Pl. XIII, I-K)

Le *Caulacanthus ustulatus* (Mart.) Kütz. est une petite Algue fréquente à Biarritz et à Guéthary où elle forme des coussinets de couleur roussâtre. Sa place systématique est encore assez douteuse et elle est placée provisoirement par FELDMANN et HAMEL (1936) en appendice au groupe des Gélidiales.

Nous avons pensé à étudier les ponctuations intercellulaires chez cette Algue étant donné que sa structure comporte un axe central formé d'articles assez gros entre lesquels il pouvait être intéressant d'observer les synapses. Effectivement ceux-ci sont très gros et très faciles à mettre en évidence : ils occupent en effet, comme dans le cas du *Rytiphlaea*, presque toute la largeur des cloisons transversales, au moins dans les cellules axiales adultes. Le diaphragme qui ferme la ponctuation a une couleur grisâtre bien différente de celle des membranes qui sont incolores et réfringentes ; il apparaît le plus souvent, dans les préparations fixées, fortement convexe, comme si les parois latérales, en se rapprochant, l'avaient obligé à se courber soit d'un côté, soit de l'autre ; il n'y a d'ailleurs aucune direction privilégiée pour le sens vers lequel le diaphragme manifeste ce bombement caractéristique ; parfois la courbure est telle que le diaphragme tout entier prend la forme d'une sorte de bonnet (fig. G.). Dans sa partie moyenne le diaphragme est plus épais et il semble souvent être composé d'une seule lame, ou de deux lames étroitement accolées l'une contre l'autre, mais, sur le pourtour, il n'est pas rare de voir très nettement qu'il existe deux coupelles distinctes, car celles-ci s'écartent légèrement l'une de l'autre à leur point d'implantation sur les bords de la ponctuation. Donc, comme chez le *Rytiphlaea*, et comme dans le cas général, il faut admettre l'existence de deux plaques soudées l'une à l'autre et réunies sans doute par une sorte de ciment fort difficile d'ailleurs à mettre en évidence.

Ces conclusions sur la dualité des diaphragmes sont confirmées

par l'étude des cellules axiales jeunes où l'on voit les ponctuations nettement encadrées à l'origine par des formations en cupules réfringentes se faisant vis-à-vis et nettement distinctes. L'une de ces cupules se différencie souvent de l'autre, donnant à la ponctuation un aspect dissymétrique (fig. K). Dans une préparation colorée par le rouge de ruthénium il nous a semblé que la membrane colorée en rose passait entre ces cupules, mais il est difficile de l'affirmer en toute certitude.

PARTIE GÉNÉRALE

Constitution morphologique des diaphragmes.

Nous avons vu que les ponctuations intercellulaires des Floridées correspondaient à des régions ordinairement arrondies et plus ou moins larges au niveau desquelles la membrane est remplacée par une formation complexe (synapse de Mangenot) à laquelle nous donnerons le nom de *diaphragme*. Un diaphragme se compose typiquement d'un mince *septum*, de nature membranaire, qui représente le prolongement de la cloison mitoyenne au niveau de la ponctuation et de deux plaques (ou disques, ou coupelles, ou parfois anneaux) généralement réfringentes et sidérophiles situées de chaque côté de la ponctuation et qui l'encadrent. Le septum peut, dans certains cas, se réduire à une lamelle extrêmement mince et même il semble qu'il puisse parfois devenir presque virtuel, et les deux plaques du diaphragme semblent alors appliquées l'une contre l'autre, sans interposition pratiquement d'aucune substance interstitielle. On peut alors admettre, comme un cas-limite, que le diaphragme puisse être constitué par deux plaques au contact et intimement accolées assurant la fermeture d'un véritable pore de la paroi membranaire. Les *plaques obturatrices* sont elles-mêmes assez variables : souvent il s'agit de disques réfringents en continuité avec la couche externe du protoplasme cellulaire et qui résultent sans doute d'une transformation locale de ce dernier ; mais cette disposition, qui se rencontre chez les divers *Callithamnion* par exemple, n'est pas constante et dans les larges cellules axiales des Rhodomélacées et chez les Bonnemaisoniacées les relations de ces plaques avec le protoplasme sont beaucoup moins évidentes. De toutes façons

leur limite du côté cytoplasmique est nette, tranchée, et il ne saurait être question de considérer ces plaques ou disques comme appartenant au cytoplasme : ils s'en distinguent nettement par leur nature morphologique et par leur nature chimique et il s'agit donc plutôt d'une sécrétion cytoplasmique particulière ou d'une différenciation très localisée de l'ectoplasme.

Dans les cellules axiales de diverses Rhodomélacées (*Polysiphonia*) des *Ceramium*, des *Plocamium*, *Sphaerococcus*, *Caulacanthus*, etc., les plaques obturatrices sont comme serties dans des bourrelets membranaires cellulosiques ou pectiques : elles donnent alors l'impression de faire corps véritablement avec la membrane et d'en être inséparables. On pourrait être ainsi tenté de considérer ces plaques comme de nature membranaire et comme différentes des disques réfringents habituels chez les *Callithamnion* ou les *Falkenbergia* ; mais, en réalité, il y a tous les passages entre les plaques obturatrices très larges des cellules axiales et les disques réfringents entre cellules quelconques : cela se voit bien dans le genre *Ceramium* et aussi dans les *Bonnemaisonia* et dans les *Asparagopsis*. Il y a certainement une unité entre ces formations qu'on pourrait croire parfois dissemblables. Aussi n'admettrons-nous pas comme l'ont fait certains auteurs (Jungers par exemple) qu'il y a deux types de synapses chez les Floridées.

Les plaques obturatrices ont parfois la valeur, non de disques ou de coupelles, mais d'anneaux ou de colliers (*collars* des auteurs). Cela se voit bien particulièrement dans le *Laurencia pinnatifida*, dans le *Bonnemaisonia asparagoides*, dans le *Cystoclonium purpurescens*.

Dans son étude des plasmodesmes de *Bornetia secundiflora*, F. Miranda (1930) a signalé que les disques réfringents des ponctuations, après un court traitement par l'eau de Javel, montraient une structure finement ponctuée ; les ponctuations observées, très nombreuses, sont considérées par l'auteur comme correspondant à des pores et à des canalicules traversant cette paroi. Cette observation a été vérifiée par Mme Feldmann-Mazoyer (1940), mais celle-ci doute fortement que l'aspect ponctué de cette membrane puisse correspondre à des canalicules.

Nous avons eu l'occasion, au cours du présent travail, d'observer de face les diaphragmes des ponctuations intercellulaires principalement dans le cas des cellules axiales d'*Asparagopsis*

armata, *Heterosiphonia coccinea*, *Rytiphlaea pinastroides*, *Ceramium rubrum*, *Plocamium coccineum*. Le diaphragme apparaît toujours avec un contour circulaire très régulier ; sa surface, qui correspond à celle des plaques obturatrices réfringentes et sidérophiles, se montre d'autre part très finement ponctuée ou très finement grillagée (fig. B, D, F, Pl. IV). Chez l'*Asparagopsis armata* la surface du septum figure un réseau polygonal à mailles inégales, mais relativement grandes et d'une netteté parfaite. Dans le *Ceramium rubrum* le diaphragme, entre la cellule axiale principale et la cellule axiale d'un rameau, nous a montré une structure très finement et très régulièrement ponctuée, avec l'apparence d'une paroi de dé à coudre ; on dirait en effet qu'il existe de petites dépressions côte à côte et très serrées. Dans certains cas (*Plocamium coccineum*, *Heterosiphonia coccinea*), les fines ponctuations sont accompagnées de taches claires réfringentes qui paraissent correspondre à des perforations ou plutôt à des excavations de la paroi ; leur taille et leur forme sont assez variables.

L'existence d'une structure ponctuée ou grillagée à la surface des diaphragmes nous paraît présenter un certain intérêt. Nous ne pensons pas toutefois qu'il faille y voir une preuve de l'existence de plasmodesmes véritables, c'est-à-dire de fins canalicules traversant ces diaphragmes et occupés par du protoplasme ; d'abord cette apparence ponctuée semble correspondre seulement à de petites dépressions de la paroi et, d'autre part, rien n'indique sur les coupes longitudinales la présence de ces canalicules supposés qui devraient apparaître comme une fine striation dans l'épaisseur des diaphragmes ; or nous n'avons jamais rien observé de tel.

L'existence d'une structure définie des diaphragmes intercellulaires, là où ils atteignent une grande taille, comme entre les cellules axiales, nous paraît fournir un argument en faveur de ceux qui assignent aux diaphragmes et aux disques sidérophiles dont ils sont formés une nature membranaire. Cependant la nature chimique des disques obturateurs les rapproche, comme nous allons voir, plutôt du protoplasme que de la paroi cellulose-pectique. On doit convenir que ces formations sont encore bien énigmatiques et que de nouvelles recherches seraient encore nécessaires pour élucider leur véritable nature.

Constitution chimique des synapses.

La constitution chimique des synapses est encore mal connue. Leur origine ne l'est pas moins et nous avons vu, dans la bibliographie, que certains auteurs les rattachaient à la membrane, d'autres au cytoplasme et que d'autres enfin y voyaient des formations particulières ni membranaires, ni cytoplasmiques. D'après les recherches de M. Celan qui a poussé le plus loin les recherches histochimiques, les diaphragmes et disques sidérophiles des ponctuations donnent les réactions des substances lipidiques : c'est ainsi qu'ils se colorent par le noir Soudan, le Soudan III et le bleu B. Z. L. et il se pourrait qu'une partie au moins de ces substances lipidiques soient du groupe des lécithines. Mais les résultats obtenus sont inconstants et variables d'une espèce à l'autre de sorte que l'auteur conclut que le problème de la nature chimique des lipides existant au niveau des synapses est encore très loin d'être résolu. En tous cas il est certain qu'il n'existe pas seulement des lipides dans les synapses, mais encore très vraisemblablement un substratum protidique.

Nous ne pensons pas, pour notre part, que les diaphragmes des ponctuations aient partout la même constitution chimique chez les Floridées. Le simple examen montre que les formations qui encadrent les ponctuations sont tantôt des disques, des cupules ou des anneaux réfringents et tantôt aussi des lamelles d'une grande minceur et dépourvues de toute réfringence particulière. Cela seul semble indiquer une différence de constitution chimique. Si la présence de lipides semble indiscutable au niveau des synapses, ainsi qu'il résulte des recherches de M. Celan, on souhaiterait que l'existence de protides dans ces formations soit mieux établie.

Un des caractères histochimiques les plus remarquables des synapses chez les Floridées est leur dissolution plus ou moins facile par l'eau de Javel. Ce caractère a été depuis longtemps signalé et nous avons eu l'occasion de le vérifier chez plusieurs espèces. C'est un des faits qui peuvent être mis en avant contre la nature membranaire des synapses ; cependant il ne faut pas oublier que si les synapses sont constitués, comme nous le pensons, par deux plaques (disques, ou anneaux dans certains cas) séparées par une substance interstitielle de nature membranaire

(septum) cette dernière n'a aucune chance, étant donnée sa grande minceur en général, de pouvoir se maintenir après la destruction des plaques par le réactif, même si sa constitution chimique (sans doute pectique ou celluloso-pectique), lui permettait de ne pas être désintégrée. Les synapses étant complexes il n'est donc pas possible d'affirmer, en se fondant sur l'action de l'eau de Javel, qu'ils sont dépourvus de toute participation membranaire.

CONCLUSIONS

L'étude que nous avons faite des ponctuations intercellulaires des Floridées s'est étendue à un grand nombre de genres et d'espèces appartenant à des feuilles variées.

Structure des diaphragmes (synapses de Mangenot).

Malgré les différences importantes qui peuvent être constatées dans la structure de ces formations, nous pensons avoir établi qu'il n'existe pas plusieurs types de ponctuations chez les Algues rouges. L'idée de Jungers qu'il existerait deux types de synapses chez les Floridées : le type du *Polysiphonia* et le type du *Griffithsia*, n'est pas compatible avec une étude plus complète de ces diverses Algues. La structure fondamentale des ponctuations est toujours la même ; il s'agit de deux disques réfringents, sidérophiles, séparés par une fine lamelle membranaire, mais il peut arriver que, dans certains cas, la lamelle membranaire (septum) disparaisse et que les disques chromatiques, appliqués étroitement l'un contre l'autre, donnent alors l'apparence d'un corps unique.

Par contre nous sommes d'accord avec Jungers pour repousser l'hypothèse de Mangenot lorsque celui-ci admet que les synapses représentent des différenciations spéciales par lesquelles les protoplasmes entrent en contact l'un avec l'autre, sans cependant fusionner. Les disques synaptiques sont trop nettement délimités morphologiquement et chimiquement pour être attribués à une simple différenciation du cytoplasme. En outre il est certain qu'il existe, le plus souvent, entre les disques synaptiques, une substance interstitielle (nous lui donnons le nom de septum) et qu'ainsi il n'est pas possible de soutenir, dans la majorité des cas, qu'il existe un contact entre les disques en

regard. A plus forte raison ne peut-il y avoir contact entre les protoplasmes voisins au niveau des synapses qui séparent deux cellules voisines. L'observation faite par CHEMIN (1928) et que cite JUNGERS avec raison, montre bien que les cellules chez les Floridées sont relativement indépendantes les unes des autres, malgré la présence des synapses et qu'en particulier la mort d'une cellule n'affecte pas la vitalité de l'élément cellulaire voisin. C'est un fait d'ailleurs que tous les algologues ont pu constater, car il est d'observation courante.

STRUCTURE FINE DES PLAQUES OBTURATRICES SIDÉROPHILES (MEMBRANES SYNAPTIQUES).

La structure des plaques obturatrices ne révèle ni perforations ni canalicules pouvant être occupés par des plasmodesmes. Dans les plus grosses ponctuations, toutefois, les membranes synaptiques montrent, vues de face, soit une structure grillagée, soit plus souvent une structure finement ponctuée. Nous vérifions ainsi les observations de MIRANDA (1930) qui avait décrit les synapses de *Bornetia* comme finement ponctués, mais, contrairement à cet auteur, nous ne pensons pas que cette structure corresponde à l'existence de plasmodesmes.

Nous ne pouvons pas non plus admettre, avec MANGENOT, que l'ensemble d'un synapse puisse correspondre à un énorme et unique plasmodesme, puisqu'un plasmodesme désigne, typiquement, une communication protoplasmique intercellulaire au travers des membranes. Or, chez les Floridées, dans l'appareil végétatif tout au moins, il semble bien qu'il ne s'établisse pas de vraies communications protoplasmiques entre cellules voisines.

RÔLE DES SYNAPSES.

Le fait que les ponctuations des Floridées n'établissent aucunement des contacts entre protoplastes voisins (au moins dans les cellules végétatives) parle déjà contre l'existence de communications directes et immédiates entre les cellules limitrophes. Si le rôle des ponctuations chez les Floridées est d'établir des relations plus faciles de cellules à cellules, cela ne peut résulter que de la présence, au niveau de ces formations, de parois plus minces ou plus perméables qu'ailleurs et non de véritables perforations. Or le passage des substances de cellules à cellules semble pou-

voir être facilité par la minceur des formations synaptiques comparées à l'état normal de la membrane non modifiée. Encore serait-il souhaitable que des expériences directes établissent ce fait et prouvent, sans contexte, que les ponctuations des Floridées assurent ou facilitent les échanges intercellulaires.

Le rôle physiologique des cellules axiales et de leurs synapses.

Il a été soutenu par différents auteurs (Mangenot ; J. et G. Feldmann) que les synapses avaient un rôle conducteur, principalement dans les cellules axiales. Si cette opinion peut être défendue avec vraisemblance en ce qui concerne les synapses existant dans l'appareil sporogène des Rhodophycées, il n'en est pas de même, pensons-nous, pour l'appareil végétatif, le seul que nous aurons à considérer ici.

C'est surtout pour les Floridées dont la structure comporte une file de cellules axiales séparées par de larges plasmodesmes qu'un rôle conducteur de ces cellules a été envisagé (*Asparagopsis armata*, *Crouaniopsis annulata*). Or il y a lieu de faire remarquer que si, comme nous l'avons vu, les ponctuations des cellules axiales chez nombre de Floridées sont souvent extrêmement larges, elles ne sont cependant jamais perforées : toujours nous trouvons, sur l'emplacement de la ponctuation, un diaphragme complexe, souvent très mince, mais qu'il y a lieu de croire continu et non traversé par des canalicules. Tout ce qu'il est possible d'admettre c'est donc que les échanges de cellules à cellules soient facilités par la largeur et par la minceur de ces diaphragmes.

En ce qui concerne spécialement l'*Asparagopsis armata*, l'épaisseur des membranes des cellules axiales, les renflements noduleux au voisinage des cloisons transversales nous paraissent plutôt assigner à ces cellules un rôle de soutien qu'un rôle conducteur. On ne voit d'ailleurs *a priori* aucune raison pour qu'un flux nourricier parcoure ces cellules dans un sens ou dans un autre, car l'*Asparagopsis*, comme les autres Floridées, emprunte ses éléments nourriciers à l'eau de mer dans laquelle il baigne et les cellules périphériques sont donc les mieux placées pour être ravitaillées.

Dans sa thèse, Mme Feldmann-Mazoyer (1940) a cherché à

prouver expérimentalement l'existence d'un courant de substances dissoutes passant de cellule à cellule par l'intermédiaire des synapses. Elle a pour cela utilisé le *Crouaniopsis annulata* : en plongeant un rameau bien vivant de cette Céramiacée dans une solution diluée de bleu de crésyl dans l'eau de mer, elle a constaté que le colorant vital pénétrait, à partir de la base coupée du rameau, dans toutes les cellules vivantes de l'axe jusqu'au sommet de celui-ci. Au contraire, les cellules des rameaux verticillés entourant l'axe, protégées de l'action du bleu de crésyl par le mucilage qui les entoure, ne fixent aucunement le colorant. L'auteur y voit la preuve que le bleu de crésyl a circulé, de cellule en cellule, dans l'axe du rameau, en passant à travers les synapses. L'observation de Mme Feldmann-Mazoyer est très intéressante, cependant nous ne pensons pas qu'elle soit aussi démonstrative qu'elle semble à première vue : en effet si, dans le cas du bleu de crésyl, le mucilage qui entoure les rameaux s'oppose à la pénétration du colorant dans les cellules en raison de sa propre affinité pour ce colorant, il ne s'ensuit pas que d'autres substances se comporteraient de la même façon. En outre le bleu de crésyl peut sans doute s'introduire, à partir de la section, dans les espaces intercellulaires et de là passer dans les cellules axiales sans être obligé de cheminer de cellules à cellules. L'expérience aurait donc besoin d'être examinée de plus près : on pourrait chercher par exemple à se rendre compte si l'interruption de la file cellulaire, par la nécrose d'une cellule axiale intermédiaire, empêcherait la coloration vitale dans les cellules situées au delà de l'interruption. Nous avons nous-même, sans connaître à ce moment-là l'expérience de Mme Feldmann-Mazoyer, cherché à faire pénétrer du rouge neutre et du bleu de crésyl dans les cellules axiales d'un rameau coupé d'*Asparagopsis armata* sans aucun succès et nous sommes disposé à conclure que les cellules axiales, chez cette Floridée, ne sont pas, jusqu'à nouvelle preuve, le siège du transport d'un flux nourricier. Cette conclusion nous paraît devoir s'appliquer aux autres Floridées dont la structure comporte un siphon central différencié. Des expériences, en tous cas, mériteraient d'être poursuivies dans cette direction.

APPENDICE

Ce travail était terminé quand nous avons eu connaissance de l'intéressant Mémoire de M. et Mme Feldmann (1945) consacré à l'appareil conducteur des Floridées. C'est donc encore une fois que les sympathiques algologues d'Alger nous précèdent dans la publication de certains résultats ; mais nous n'en sommes pas autrement fâchés, car ce sujet des « cellules conductrices » des Floridées ne peut que gagner à être étudié par des chercheurs différents et il reste encore beaucoup à faire dans cette direction. D'ailleurs J. et G. Feldmann ont apporté dans leur étude une préoccupation qui n'a pas été la nôtre ; celle de trouver dans la morphologie des cellules axiales des Floridées une preuve ou une indication de leur rôle conducteur supposé. Leur travail est basé sur l'observation vitale, tandis que nous avons employé à la fois cette méthode, quand nous l'avons pu, et aussi celle de la fixation et de la coloration. Notre étude porte parfois sur les mêmes espèces que dans le travail des Feldmann, mais aussi sur d'autres Floridées non étudiées par eux. En ce qui concerne les *Bonnemaisonia* et les *Asparagopsis* dont les curieuses cellules axiales ont été particulièrement analysées et reproduites dans de très beaux dessins par J. et G. Feldmann, ce que nous en disons dans le présent Mémoire ne fait, bien souvent, que confirmer les résultats obtenus par ces auteurs. On peut relever toutefois quelques petites différences : c'est ainsi que dans les cellules intermédiaires (cellules collectrices des F.) qui touchent au filament axial, nous avons observé une polarisation des petites vacuoles vers l'axe et non en sens inverse ; nous différons également au sujet de la localisation du gros noyau de ces cellules qui, d'après nous, n'a pas toujours une position terminale. Un point plus important est la présence de synapses en forme d'anneaux signalée par divers auteurs (Mühldorf, Kylin) et que nous avons eu l'occasion de vérifier dans certains cas (*Bonne-*

maisonia, Cystoclonium), alors que M. et Mme Feldmann ne les ont pas observés dans les exemples par eux étudiés. Par contre, nous enregistrons avec satisfaction notre accord au sujet de la structure des membranes synaptiques (formées de deux lamelles accolées).

Nous avons étudié, par ailleurs, beaucoup plus d'espèces que J. et G. Feldmann, car nous n'avions pas en vue spécialement les cellules, dites conductrices, mais surtout les ponctuations intercellulaires et leurs dispositions morphologiques, en dehors de tout souci de leur assigner un rôle conducteur. Nous avons été également amené à décrire une structure finement ponctuée des diaphragmes qui était jusqu'ici demeurée presque inaperçue. Les algologues algérois n'ont pas abordé cette question, non plus que celle de la structure des synapses d'une manière générale. Remarquons, à propos des synapses du *Ballia callitricha* (Ag) Mont., que ceux-ci, avec leur disposition en calottes, rappellent beaucoup ceux que nous avons décrits dans le présent Mémoire pour les cellules axiales du *Caulacanthus ustulatus*. Cependant la présence, chez le *Ballia*, de deux corps synaptiques disposés symétriquement et séparés par un large intervalle, n'est pas sans nous intriguer. En tous cas il nous paraîtrait difficile de dire que, chez le *Ballia callitricha*, les synapses établissent un contact direct entre les protoplastes de deux cellules voisines suivant la conception de Mangenot, puisque ces formations synaptiques apparaissent nettement éloignées l'une de l'autre.

J. et G. Feldmann, dans leur intéressant Mémoire, envisagent encore bien des questions cytologiques que nous n'avons guère abordées : c'est ainsi qu'ils s'intéressent particulièrement au contenu des cellules axiales des Floridées, à leurs constituants (vacuoles, plastes, noyau, substances de réserve). A ce propos ils tirent argument d'une polarisation du contenu cellulaire (noyau et vacuoles) pour reconnaître à ces cellules un rôle conducteur. La disposition fragmentée du vacuome serait également, pour eux, en rapport avec ce rôle de translocation. Pour les grandes cellules axiales des Bonnemaisoniacées nous ne pouvons que répéter ce que nous avons déjà dit dans le corps de ce travail : la disposition réelle des vacuoles dans les cellules axiales des *Bonnemaisonia* et des *Asparagopsis* est très délicate à observer en raison de la longueur de ces cellules ; même dans le cas d'une cellule axiale intacte, celle-ci confine à d'autres cellules lésées

et ce voisinage entraîne nécessairement, pour la cellule intacte, une décompression (traduite par la forte convexité des membranes transversales) qui n'est pas sans réagir sur le contenu cellulaire dont les vacuoles sont facilement, de ce chef, mises en mouvement et souvent modifiées dans leur aspect. Il en est de même du noyau qui peut subir des déplacements.

Nous en venons à discuter au sujet de la conclusion la plus importante du Mémoire de J. et G. FELDMANN, à savoir le rôle conducteur qui, d'après eux, ne ferait pas de doute pour les cellules axiales des Floridées étudiées. Mais, sur ce point, nous n'arrivons pas à suivre les auteurs et les arguments nouveaux qu'ils mettent en avant ne sont pas arrivés à nous convaincre plus que ne l'avaient fait leurs travaux antérieurs. Toutes les raisons invoquées telles que : nature du contenu cellulaire, disposition agrégée des vacuoles, polarisation des vacuoles et du noyau, grande longueur de ces éléments axiaux, présence de synapses volumineux, ne sont nullement, en elles-mêmes, décisives. Il serait bien préférable, à notre avis, d'avoir quelques données concrètes sur le transport des matériaux solubles le long de ces cellules axiales. Or les quelques essais entrepris par nous, encore dernièrement à Roscoff sur le *Bonnemaisonia asparagoides*, ne semblent pas montrer que les cellules axiales soient une voie privilégiée de pénétration et de transport des colorants vitaux. D'après J. et G. FELDMANN qui s'appuient sur les travaux de MANGENOT chez les Plantes carnivores, la disposition agrégée des vacuoles, jointe, le plus souvent, à une polarisation très nette, serait en rapport indiscutable avec le rôle conducteur des cellules présentant ces particularités. Nous ne prétendons pas nier ces rapports *a priori*, mais nous devons observer que, chez les *Drosera*, il existe dans les tentacules un appareil conducteur formé de bois et de liber et que les transformations cellulaires constituant le phénomène, dit d'aggrégation, se constatent dans les cellules épidermiques de ces organes, là où l'on ne s'attend guère à trouver, en général, un courant de transport des substances diffusibles de la nutrition.

Il est toujours délicat, à notre avis, de vouloir prouver la physiologie par la morphologie et nous en voyons, dans le cas présent, un exemple de plus.

Nous sera-t-il permis, en terminant, une remarque qui nous est venue à l'esprit en lisant le chapitre des conclusions de nos

collègues. J. et G. FELDMANN se sont aperçus, en effet, que les Floridées, à tout prendre, n'avaient pas besoin d'un système conducteur, puisqu'elles vivent entièrement immergées dans un milieu d'où elles tirent les éléments nutritifs nécessaires en les absorbant par toute leur surface. Mais cette remarque très juste, ne les amène pas à douter de l'existence chez ces Algues d'un système conducteur, car, disent-ils en substance, on se montrerait finaliste en niant la possibilité d'existence d'un appareil, sous prétexte qu'il n'est nullement nécessaire ; par conséquent, si je comprends bien, J. et G. FELDMANN admettraient volontiers la présence d'un système conducteur chez les Floridées, même si son inutilité était manifeste. En fait, l'existence d'un système conducteur serait une sorte de luxe, nullement nécessaire, puisque beaucoup de Floridées en sont dépourvues. Il nous semble que le reproche de la finalité, si tant est que les préoccupations de finalité soient répréhensibles, s'appliquerait mieux à ceux qui veulent assigner un rôle et une signification fonctionnelle, donc un but, à des dispositions morphologiques dont le moins qu'on puisse dire c'est qu'elles sont encore bien énigmatiques. Quant à nous il nous est apparu que, dans certains cas, la présence d'une file de cellules axiales pouvait donner une certaine rigidité à la fronde (*Asparagopsis*), en particulier aux rameaux pourvus de crochets ce qui permettrait à ces derniers de fonctionner comme moyens d'accrochage ou d'ancrage. Cette conception est teintée également de finalisme, mais comment s'en abstenir ? Il est très difficile de vouloir expliquer les formes et les structures en biologie. Il nous semble parfois que ces formes et ces structures pourraient être, sans inconvénient, différentes de ce qu'elles sont en réalité. La nature ne nous semble pas, bien souvent, accordée à notre logique à courte vue, mais c'est qu'elle fait preuve sans doute d'une logique supérieure dont il nous est très malaisé d'apprécier la portée générale.

Des recherches ultérieures sont à souhaiter sur un sujet qui est loin d'être épuisé.

BIBLIOGRAPHIE

Ambronn (H.). — Ueber einige Fälle von Bilateralität bei den Florideen. *Bot. Zeit.*, 1880, **38**, 161.

Celan (M.). — Recherches cytologiques sur les Algues rouges. Thèse Paris, 1940, 1-168.

Chemin (E.). — Rôle des bactéries dans la formation des galles chez les Floridées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1937, 10e S., **29**, 61-71.

Falkenberg (P.). — Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna* und *Flora* des Golfes von Neapel, 1901, **26**.

Feldmann (J. et G.). — Recherches sur les Bonnemaisoniacées. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 1942, 11e S., **3**, 75-175.

Feldmann (M. et Mme J.). — Sur la structure des cellules axiales de l'*Asparagopsis armarta* Harv. *C. R. Ac. Sc.*, 1939, **208**, 1743.

— Recherches sur l'appareil conducteur des Floridées. *Rev. de Cytol.*, 1945, **8**, 159-209.

Feldmann-Mayoyer (Mme). — Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. Thèse Alger, 1940, 510 p.

Hick (Th.). — On protoplasmic continuity in the Florideae. *Journ. of Bot.*, 1884, **22**, 33.

Jungers (V.). — Recherches sur les plasmodesmes chez les Végétaux. II. Les synapses des Algues rouges. *La Cellule*, 1933, **42**, 7-28.

Kienitz-Gerloff (F.). — Neue Studien über Plasmodesmen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1902, **20**, 93-117.

Klein (J.). — Algologische Mitteilungen. 3. Ueber Siebröhren bei den Florideen. *Flora*, 1877, **60**, 294.

Kylin (H.). — Anatomie der Rhodophyceen. *Handb. d. Pflanz. anat.*, 1937, **6**, 347 p.

— Ueber den Bau der Florideen tüpfel. — Kungl. Fysiogr. Sall. Lund Förhandl., 1940, **10**, 1-7.

Mangenot (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues. *Arch. de morph. exp. et gén.*, 1922, **9**, 325 p.

— Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées. *Rev. algol.*, 1924, **1**, 376-421.

— Communications intercellulaires et synapses. *Bull. Hist. appl.*, 1926, **3**, 18 p.

Miranda (F.). — Las communicaciones interprotoplasmicas en *Bornetia secundiflora* (J. Ag.) Thuret. *Bol. de la R. Soc. Espan. de Hist. Natur.*, 1930, **30**, 201-204.

Moore (S.). — Observations on the continuity of protoplasm. *Journ. Linn. Soc., Bot.*, 1885, **21**, 595-621.

Mühldorf (A.). — Beiträge zur frage über das Vorkommen von Zellbrücken bei den Cyanophyceen und Rhodophyten. *Ber. d. d. botan. Gesell.*, 1938, **56**, 16-25.

Schmitz (Fr.). — Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. *Sitzungsber. Akad. d. Wiss.*, 1883, **1**, 215-258.

Thuret (G.) et Bornet (E.). — Etudes phycologiques. Paris, 1878.

Wille (N.). — Beiträge zur Entwickl. gesch. der physiol. Gewebesyst. bei einigen Florideen. *Nov. act. Acad. Léopold. Carol.*, 1888, **52**, 49-100.

PLANCHE X

Fig. A. — *Bonnemaisonia asparagoides*, large ponctuation entre deux cellules axiales ; B, anneaux d'une ponctuation entre deux cellules inégales ; C, anneaux largement disjoints d'une autre ponctuation ; D, disques réfringents qui semblent soudés sur leurs bords ; E, ponctuation avec deux « disques » ou colliers inégaux, entre le siphon central et une branche latérale ; F, G, H, *Falkenbergia rufolanosa*, aspect des ponctuations entre les cellules du siphon central, fix. formol. color. rouge de ruthénium ; I, *Antithamnion plumula*, fix. formol, sans color. ; J, *Cruoria pellita*, formol, eau iodée ; K, *Griffithsia corallina*, région d'un synapse montrant les deux disques sidérophiles séparés par une substance interstitielle achromatique. Gr. envir. 1.200.

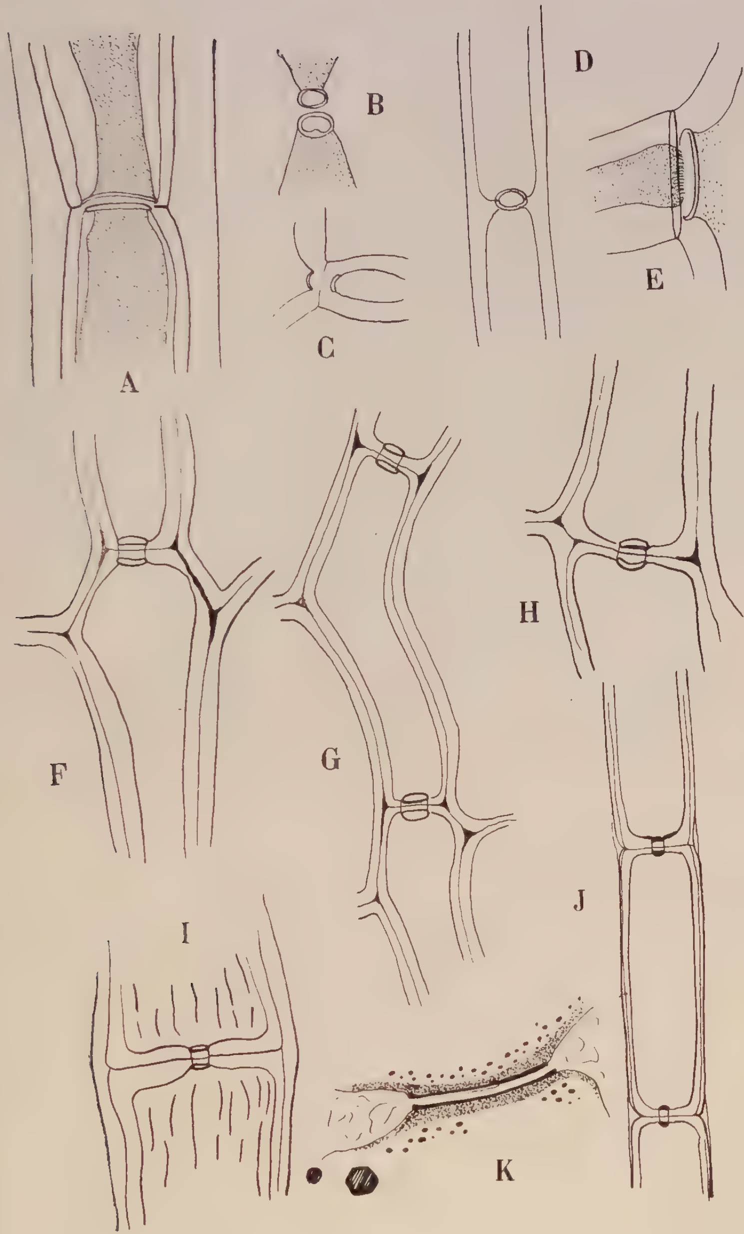

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K

PLANCHE XI

Fig. L. — *Griffithsia Schousboei*, coupe au travers d'une ponctuation ; M, cloison mitoyenne et ponctuation entre l'article terminal et l'article subterminal d'un ramule. × 90 ; N, l'article terminal et la cloison mitoyenne. × 50 ; O, ponctuation entre deux articles dont les disques sont particulièrement écartés ; P, petit article en verre de montre venant de se découper au sommet d'un rameau ; Q, R, *Griffithsia phyllamphora*, deux dispositions des disques réfringents au niveau d'une ponctuation. × 1.500 ; S, *Antithamnionella sarniensis*, petit rameau coloré par le rouge de ruthénium ; T, région d'une ponctuation colorée par l'eau iodo-iodurée ; U, ponctuation dont les disques en regard sont largement séparés ; V, *Pleonosporium Borreri*, disques plans, séparés par un mince septum ; X, *Callithamnion polyspermum*, ponctuation entre deux cellules corticales montrant des disques bien séparés. × 1.500.

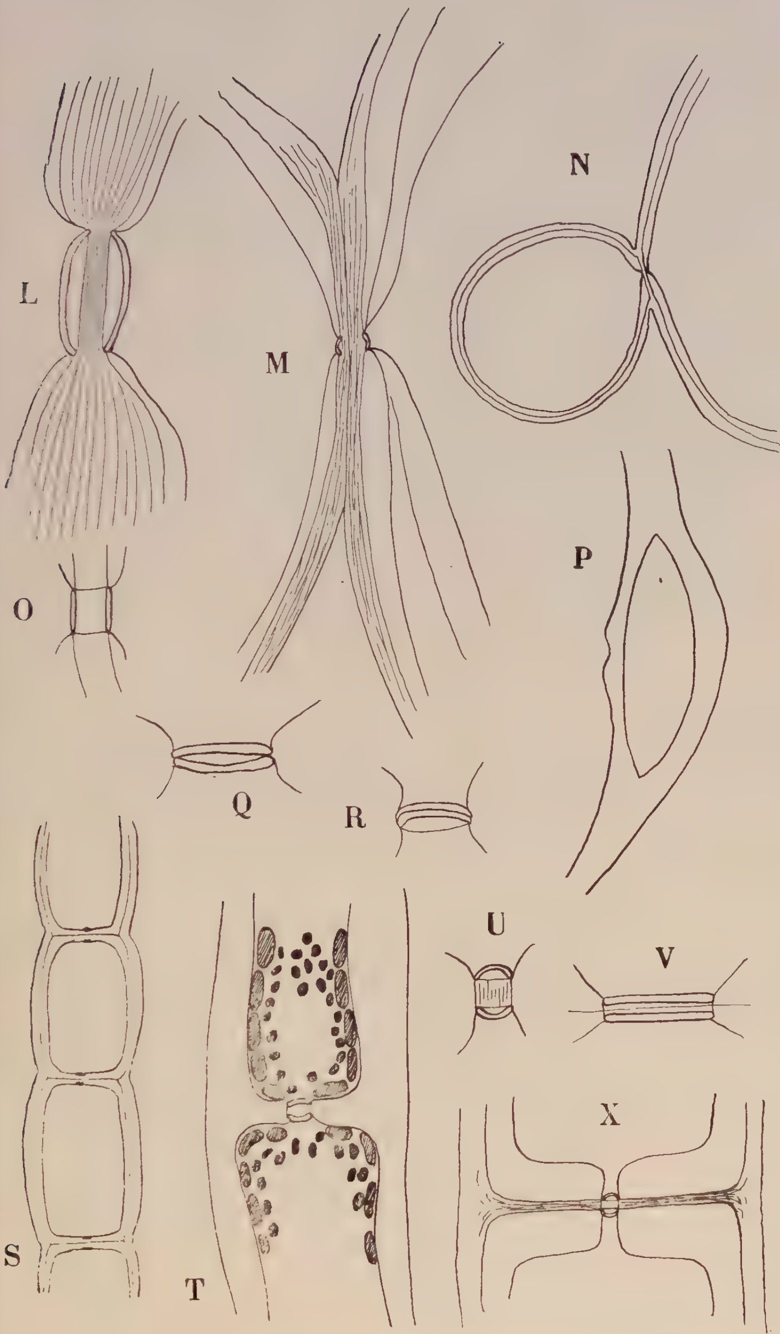

L
M
N
O
P
Q
R
S
T
U
V
X

PLANCHE XII

Fig. L. — *Asparagopsis armata*, portion d'une file de cellules axiales dans un rameau développé. × 160 ; M, N, région de la cloison transversale dans les cellules axiales près du sommet d'un ramule. × 1.500 ; O, cellule axiale près de l'extrémité d'un ramule avec des cloisons transversales peu différenciées. × 600 ; P, région médiane d'une cellule axiale différenciée montrant le noyau. × 600 ; Q, région renflée des cellules axiales au niveau d'une cloison et du point de départ de deux rameaux latéraux. × 300, R, aspect d'un diaphragme vu de face. × 1.500.

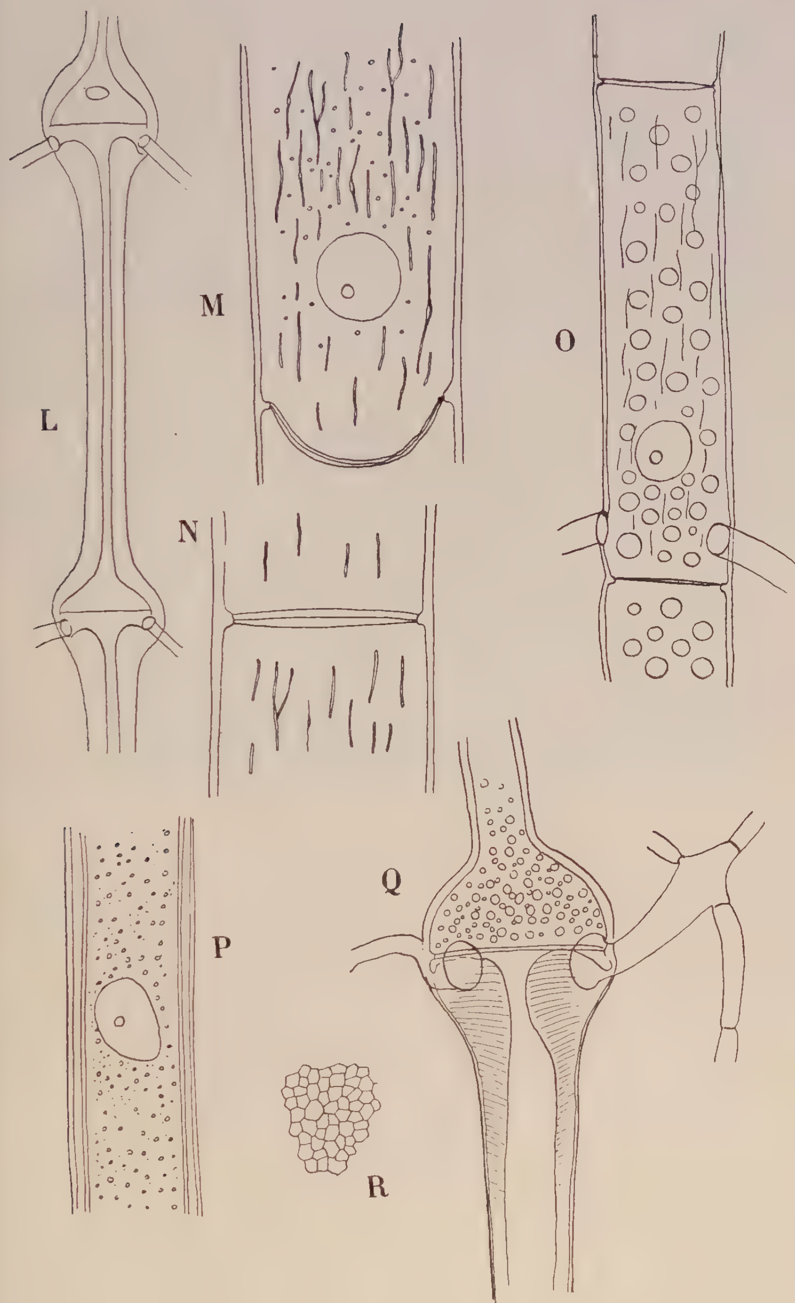

L
M
N
O
P
Q
R

PLANCHE XIII

Fig. A. — *Rytiphlaea pinastroides*, coupe transversale dans une branche, montrant au centre la cellule axiale et un diaphragme vu de face. × 60 ; B, le diaphragme d'une cloison transversale de cellule axiale, vue de face. × 500 ; C, *Chondria cœrulescens*, coupe transversale d'une branche passant par une cloison transversale du siphon axial. × 60 ; D, *Plocamium coccineum*, le diaphragme d'une cloison transversale de cellule axiale, montrant sa structure ponctuée. × 600 ; E, *Heterosiphonia coccinea*, coupe longitudinale dans le siphon axial au niveau d'une cloison transversale. × 250 ; F, diaphragme d'une de ces cloisons, vu de face. × 250 ; G, coupe longitudinale axiale montrant la disposition d'ensemble du siphon central. × 60 ; H, détail de la ponctuation en coupe longitudinale. × 600 ; I, *Caulacanthus ustulatus*, coupe du siphon central au niveau d'une ponctuation. × 600 ; J, K, deux ponctuations entre des cellules axiales très jeunes. × 1.500.

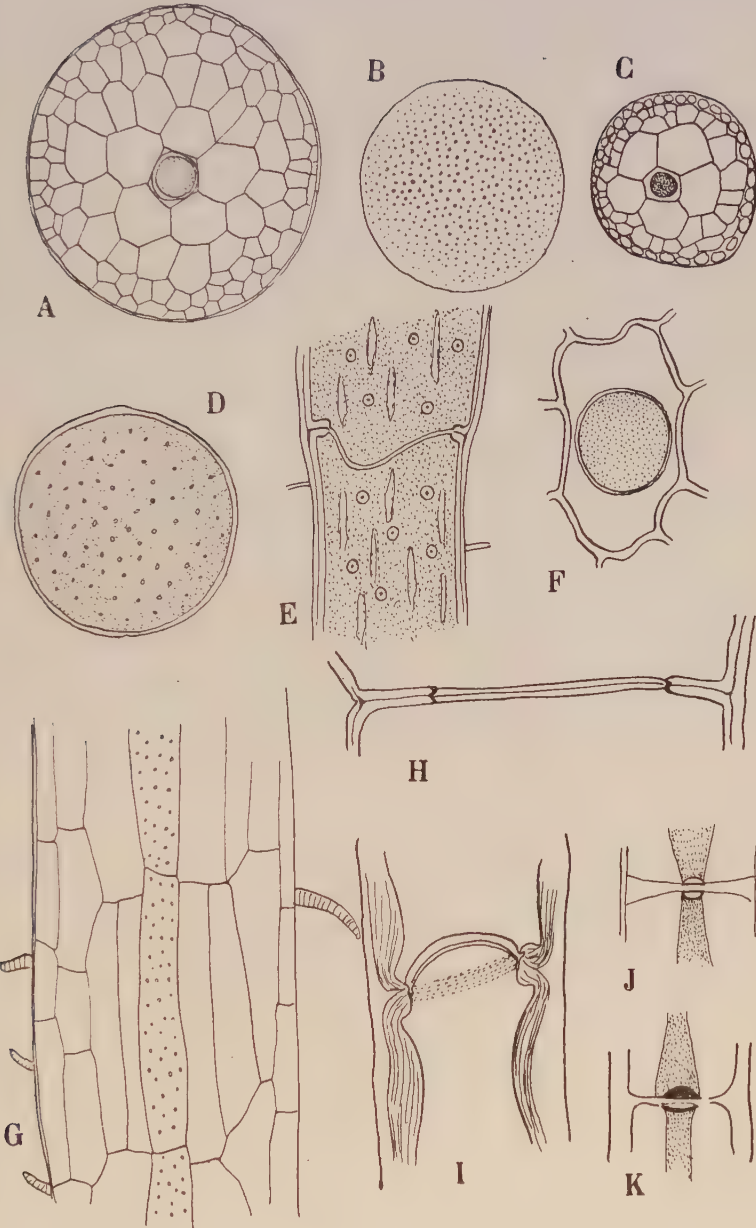

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K

TABLE DES MATIÈRES

Une mise au point nécessaire

par Pierre DANGEARD

L'article de M. DOULAT, paru récemment dans le *Bulletin de la Société Botanique de France* à la suite du nôtre, appelle de notre part certaines observations ; en effet, dans la note que nous avions adressée à la Société Botanique de France en 1945 et qui n'a paru qu'en 1946, nous avions fait état de divergences entre nous sur des points de fait ; or M. DOULAT se borne en grande partie dans sa réponse à des considérations très générales sur l'action des fixateurs et des colorants, ou bien il invoque l'autorité de savants respectés, mais qui, n'ayant pas fait d'étude sur ce sujet précis, ne peuvent apporter évidemment aucun argument sérieux dans la controverse. Comme néanmoins M. DOULAT tente, par ces moyens indirects et non sans adresse, à nous mettre en mauvaise position et comme d'autre part il ne nous a pas été possible de nous expliquer suffisamment dans les notes infrapaginales du Bulletin, nous avons jugé nécessaire de publier cette petite mise au point dans laquelle nous soulignerons les points suivants :

1° M. DOULAT qui a décrit des structures chromonématiques dans les noyaux euchromocentriques là où ni GRÉGOIRE ni Mme DOUTRELIGNE n'en avaient vus, s'étonne, par contre, que nous ayions pu voir, dans ce type de noyaux, des chromocentres annexés aux nucléoles et il nous oppose le fait que ni GRÉGOIRE ni Mme DOUTRELIGNE ne les ont décrits. Cette attitude est assez surprenante et si lui-même est capable de voir des détails que n'ont pas signalés les savants belges, on ne voit pas très bien pourquoi il voudrait nous en contester à nous-même la possibilité.

2° Après avoir beaucoup argumenté au sujet des corpuscules chromocentriques adhérant aux nucléoles dans le *Tropœolum majus* et dont il niait l'existence en 1941 il écrit finalement : « De toute cette discussion il découle que, s'il n'est pas possible

de nier l'existence d'une relation entre « chromocentres » et nucléole dans les noyaux du *Tropæolum majus*, les faits qui nous sont présentés n'en apportent pas une démonstration indubitable et, dès lors, on ne saurait nous reprocher de ne pas l'avoir observée. » Nous soulignerons que c'est M. Doulat qui nous a tout d'abord contredit sur un point où il est obligé de reconnaître aujourd'hui que nous pourrions bien avoir raison. Cette simple phrase nous suffit et point n'est besoin de faire intervenir les savants respectés, que sont Grégoire et son élève Mme Doutreligne qui n'ont pas étudié les noyaux de *Tropæolum majus*, ni de condamner l'emploi de l'hématoxyline pour l'observation des structures nucléaires et chromosomiques, ce qui est peut-être un peu exagéré tout de même. Comme l'a écrit M. Bornet autrefois : dans une discussion scientifique, ce sont les faits qui importent et si l'on a raison, on peut être tranquille sur le résultat final.

3° Au sujet de la numération des chromocentres, pour expliquer les nombres différents des siens trouvés par nous, M. Doulat fait la supposition, toute gratuite, que nous aurions compté les chromocentres sur des noyaux incomplets. Dieu merci, nous n'avons pas besoin de leçon sur ce point et il est heureusement à la portée d'un « caryologiste moyen » d'éviter cette cause d'erreur. La même réponse est à donner au sujet de l'observation, faite par nous, de certains chromosomes qui se forment sans liaison apparente avec un chromocentre et pour lesquels M. Doulat suppose qu'il pourrait s'agir de chromosomes coupés ; mais il oublie que les deux bouts de ces chromosomes arqués plongent parfois dans le nucléoplasme avec lequel ils se confondent insensiblement. Il serait difficile par conséquent de les considérer comme des chromosomes sectionnés. M. Doulat en est donc pour ses frais et ses hypothèses ne font que souligner son embarras.

4° M. Doulat semble avoir l'intention de nous faire passer pour un cytologiste rétrograde à propos du chromonéma dont nous serions, paraît-il, l'adversaire : or, il n'en est rien, et nous n'avons pas reproché à M. Doulat d'admettre la structure chromonématique des chromosomes, mais nous avons critiqué, en termes très modérés, l'idée assez singulière qu'il donnait de cette structure lorsqu'il parlait de » boyau de fond » qui reste individualisé au sein du nucléoplasme et de « chromonéma » qui

aurait « pour point de départ une matière fluente très fortement colorable ». Mais M. Doulat n'a pas été jusqu'au bout de sa citation ; il l'a terminée après le mot de chromonéma ; ainsi nous avons l'air d'être opposé, *non au chromonéma qui a pour point de départ une matière fluente*, etc..., *mais au chromonéma tout court* ; notre confrère a ensuite toute facilité pour nous placer, à ce qu'il croit, en fâcheuse situation, mais il n'a fait que démontrer sa trop grande habileté et les lecteurs apprécieront.

5° M. Doulat qui semble nous en vouloir de ne pas avoir tenu compte de certaines rectifications faites à ses théories dans son Mémoire de thèse paru en 1943, oublie, par contre, de citer nos travaux sur le *Tropæolum majus*, paru en 1941 dans *Le Botaniste* où il est question d'observations vitales des noyaux de la Capucine : or ces observations vitales, que M. Doulat n'a pas pratiquées, nous paraissent cependant apporter un élément décisif dans la discussion actuelle.

6° Dans les considérations qu'il développe au sujet des méthodes, considérations qui étaient, comme nous venons de le voir, passablement inutiles, puisque nous avons également observé sur le vivant ce que nous avons décrit après fixation, M. Doulat oublie de mentionner, sinon dans deux modestes notes en bas de page, dont il n'est pas tenu compte par ailleurs, que nous avons pris la précaution d'employer les mêmes fixateurs que lui (Benda-Meves, de Zeeuw). Et quant aux colorations, peut-il croire que le seul fait d'avoir employé l'hématoxyline au lieu du violet de gentiane peut expliquer que nous ayions observé des chromocentres fixés sur les nucléoles, alors que lui-même n'en a pas vus. Ce serait pousser un peu loin le rôle néfaste attribué à l'hématoxyline. M. Doulat oublie également que les chromocentres périnucléolaires se voient sur le vivant et aussi après coloration au carmin-acétique, également après emploi de la méthode de Feulgen. Tout cela cependant ne constitue pas pour lui « des preuves indubitables ». Il est vraiment difficile.

7° M. Doulat suppose que si nous avons mentionné l'aspect homogène des « chromocentres » et des chromosomes du *Tropæolum majus*, alors que lui-même leur attribuait une structure hétérogène chromonématique, c'est parce que nous colorions nos coupes à l'hématoxyline alors qu'il les traitait au violet de gentiane et au Feulgen, mais comment se fait-il que la figure de métaphase qui montrait cette structure hétérogène des chromo-

somes en 1941 soit admise maintenant par lui comme défectueuse et qu'il nous invite à considérer aujourd'hui ces chromosomes comme étant sensiblement homogènes en nous renvoyant à la figure 88 de sa thèse qui les montre ainsi.

8° Si l'hématoxyline a tant de défauts, pourquoi M. Doulat l'emploie-t-il encore dans sa thèse à maintes reprises en 1943 ? (toute la Planche III en particulier) et si les liquides de Helly et de Bouin-Hollande sont d'aussi déplorables fixateurs, pourquoi s'en sert-il toujours dans le même Mémoire ? Il va même jusqu'à citer parmi les méthodes qu'il emploie, le Helly suivi de coloration à l'hématoxyline ferrique et, *horresco referens*, du simple alcool comme fixateur !

9° Nous avons protesté contre le fait que M. Doulat nous attribuait à tort une opinion erronée (au sujet du type de noyau auquel appartient le *Tropæolum majus*). Or M. Doulat, convaincu de « légèreté », ne souffle pas mot de cette histoire dans son article.

En conclusion, M. Doulat qui nous a contredit à plusieurs reprises sans s'assurer suffisamment qu'il était en droit de le faire, est obligé aujourd'hui de reconnaître que nous pourrions bien avoir raison ; mais, pour dissimuler un aveu qui lui coûte, il entreprend de faire croire au lecteur que nos méthodes d'étude sont défectueuses et il va jusqu'à nous attribuer des opinions erronées pour essayer de nous mettre dans un mauvais cas. Là, il dépasse la mesure et il apparaît que les allégations de M. Doulat, si elles sont rarement pertinentes (à supposer même qu'elles le soient dans certains cas, ce qui n'est pas prouvé) lui servent du moins à éviter des réponses précises à des questions embarrassantes.

M. Doulat voudrait bien encore persuader le lecteur qu'un certain nombre de cytologistes connus l'approuvent et, par contre, nous donnent tort dans ce débat. Le procédé n'est pas nouveau et il ne trompera personne. Le fait d'aller chercher tant d'appuis extérieurs n'est pas un très bon signe de la bonté de sa cause. D'ailleurs, à propos de ces appels multiples que fait M. Doulat à l'argument d'autorité, il faut qu'il se persuade que le fait d'être en désaccord avec un cytologiste estimé ne saurait nous empêcher de publier un résultat si nous le jugeons exact ; dans ce cas, toutefois, nous avons soin de multiplier les vérifi-

cations de façon à éviter une erreur désagréable ; c'est ce que M. DOULAT n'a pas fait et on ne peut que le regretter.

BIBLIOGRAPHIE

DANGEARD (P.). — Recherches sur la structure des noyaux et sur l'action des fixateurs, particulièrement de l'acéto-carmin. *Le Botaniste*, 1941, **31**, pp. 113-187.

— Interprétation de la structure dans les noyaux euchromocentriques. *C. R. Soc. Biol.*, 1942, **136**, p. 549.

— A propos de la structure des noyaux et de la mitose chez le *Tropæolum majus*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1945, **92**, pp. 267-274.

— Sur les chromocentres rattachés aux nucléoles dans les noyaux euchromocentriques et sur une distinction à faire parmi ces noyaux. *C. R. Ac. Sc.*, 1946, **223**, 253.

DOULAT (E.). — Recherches caryologiques sur le *Tropæolum majus* L. *Bull. Soc. Sc. du Dauphiné*, 1941, **60**, pp. 1-39.

— Le noyau et l'élément chromosomique chez les Spermatophytes Thèse Grenoble, 1943, 236 p.

Le Gérant : P. DANGEARD.

524. — Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris (N° 31.0939). — 9-47.

